ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 576.16 : 582.992

Т. В. Шулькина

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В СЕМЕЙСТВЕ *CAMPANULACEAE* S. STR.

T. V. SHULKINA. MAIN EVOLUTIONARY PATTERNS OF LIFE-FORMS IN THE *CAMPANULACEAE* S. STR. FAMILY

Спектр жизненных форм растений сем. *Campanulaceae* включает травянистые многолетники, однолетники и древовидные формы. Гетеробатмичность признаков не позволяет считать какую-либо из существующих жизненных форм исходной. Расхождение признаков жизненных форм произошло давно, видимо, одновременно с ранней дифференциацией семейства. Криофильная линия эволюции в семействе колокольчиковых проявилась, во-первых, в выработке четкого годичного ритма и образовании моноциклического побега, а во-вторых, — в формировании приземной розетки. На базе этой структуры возникло значительное число специализированных жизненных форм, в том числе и древовидных. Ксерофильная линия эволюции отчетливо проявляется у колокольчиковых Южной Африки.

Палеоботаника не дает практически никаких сведений об ископаемых представителях сем. *Campanulaceae*. В немногих имеющихся публикациях содержатся лишь сведения о находках пыльцы, в частности пыльцы представителей рода *Campanula*, обнаруженных на Кавказе в слоях, относящихся к голоцену (Колаковский, 1973), и рода *Wahlenbergia* — в Новой Зеландии, датированных плиоценом (Müller, 1981). Естественно поэтому признать, что любые реконструкции прошлого сем. *Campanulaceae*, как впрочем и многих других семейств, могут строиться только на основании изучения ныне живущих его представителей. Однако такого рода реконструкции подвергаются в последние годы серьезной критике. Основное возражение состоит в том, что отсутствие палеоботанических данных делает построения бездоказательными. Такого мнения придерживаются C. Grassl (1967), А. К. Скворцов (1968), G. Stebbins (1974, 1975), V. Heywood (1977), P. Davis (1978). В совместной работе двух последних авторов (Davis, Heywood, 1963) высказана мысль о том, что подобная реконструкция дает тем меньше информации, чем выше ранг таксона, для которого она составляется. А. Л. Тахтаджян (1970 : 21) отмечает: «Совершенно ясно, что любая попытка реконструкции облика и строения вымерших организмов, не сохранившихся в ископаемом состоянии, может быть только чисто гипотетической». Такая реконструкция основывается всегда на допущении, что предок ныне живущей группы растений сочетал в себе все те наиболее архаические признаки, которые рассеяны среди живых ископаемых наших дней. Но вполне возможно, конечно, что у «предков имелись и такие черты, которые не сохранились ни у одного из современных представителей».

Последнее соображение заставляет исследователей все более осторожно подходить к построению анцестральной модели, т. е. к соединению воедино исходных признаков, установленных в результате исследования. Некоторые исследователи (Carlquist, 1976; Briggs, Johnson, 1979) в своих работах только перечисляют архаические черты, не предлагая строить из них модель, поскольку нет уверенности в том, что все выделенные признаки существовали одновременно. Определить, какие признаки структур являются первичными и какие вторичными, можно лишь с помощью сочетания сравнительно-морфологического и онтогенетического методов. Такой подход представляет единственную «возмож-

ность отличать палеоморфное от неоморфного и тем самым правильно интерпретировать наблюдаемые структуры» (Тахтаджян, 1954 : 138).

Задачей настоящей работы было выявить некоторые черты внешнего строения предковой формы сем. *Campanulaceae*; определить, в каких районах ареала сосредоточены представители семейства, наделенные этими исходными чертами; наметить основные линии эволюции жизненных форм. Объектами исследования послужили виды 27 родов семейства. Основными методами работы были сравнительно-морфологический и онтогенетический. Растения выращивали в открытом грунте и в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Облик древних представителей сем. *Campanulaceae* трудно воспроизвести главным образом из-за того, что сейчас это семейство представлено разнообразными жизненными формами, которые, на первый взгляд, сложно свести воедино. Спектр жизненных форм семейства, составленный по самым крупным их группам, показывает, что наибольшее число родов (31 род) относится к группе многолетних травянистых растений. Однолетники есть в 10 родах, а древесные и полудревесные жизненные формы выявлены в 13 родах семейства. Жизненные формы крайне разнообразны: ими можно почти полностью заполнить таблицу жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962).

Если многолетние травы данного семейства распространены практически по всему ареалу, то распространение других групп — однолетников, полудревесных и древесных растений — более локально. Прежде всего однолетники преобладают в Новом Свете и почти отсутствуют в Восточной Азии. Полудревесные и древесные растения распространены у́же, они полностью отсутствуют в Восточной Азии, их нет в Северной и Южной Америке. Полукустарнички встречаются в сухих районах Средиземноморья, кустарнички — в Южной Африке, канделябровидные древовидные жизненные формы (карликовые деревца и кустарники) имеют островные ареалы — главным образом в Макаронезии, а также на Мадагаскаре. Общее число родов, входящих в группу полудревесных и древесных растений, значительно, но основную их часть составляют небольшие полукустарнички, у которых отмирает после цветения только верхняя часть побега, а нижняя является зоной возобновления. Такую жизненную форму имеют виды родов *Diosphaera*, *Feeria*, *Trachelium* и др. Она обычна в районах со средиземноморским типом климата и несомненно вторична.

Наибольший интерес в плане исследования представляют розеточные карликовые канделябровидные древовидные растения, поскольку относительно их происхождения нет единого мнения (см.: Гатцук, 1976), а определение основных направлений эволюции жизненных форм в сем. *Campanulaceae* требует также и установления первичности или вторичности древовидных жизненных форм данного семейства.

Все семена представителей сем. *Campanulaceae* прорастают надземно, при этом можно видеть два типа проростков. У одних растений проростки имеют развитый эпикотиль, а первые метамеры побега — удлиненные междоузлия, взрослые растения также развивают многоузловые удлиненные побеги; у других растений проростки имеют укороченные эпикотиль и первые междоузлия, т. е. для них характерно наличие розетки. Взрослые растения могут иметь разные жизненные формы, в том числе и с удлиненными многоузловыми побегами.

В группе растений с удлиненным проростком, или условно «безрозеточных», оказались виды следующих родов: *Azorina*, *Campanumoea*, *Canarina*, *Codonopsis*, *Cyananthus*, *Legousia*, *Leptocodon*, *Musschia*, *Ostrowskia*, *Platycodon*. В группу растений, имеющих укороченные междоузлия, хотя бы на ранних этапах онтогенеза, или условно «розеточных», попали виды остальных исследованных родов: *Adenophora*, *Astrocodon*, *Asyneuma*, *Brachycodonia*, *Campanula*, *Campanulastrum*, *Diosphaera*, *Edraianthus*, *Githopsis*, *Jasione*, *Phyteuma* и др. Для растений первой группы характерны следующие общие черты: строгий годичный ритм, чередование периода активной жизнедеятельности и покоя, симподиальный тип ветвления побеговой системы. У растений второй группы отмечены различные варианты годичной ритмики, оба типа бокового ветвления.

Кроме биоморфологических признаков, каждая из этих групп характеризуется своим чрезвычайно важным признаком репродуктивной сферы: так,

виды безрозеточной группы имеют пыльцевые зерна бороздного типа, в то время как виды розеточной группы характеризуются только поровыми пыльцевыми зернами, что подтверждает сопряженность эволюции признаков репродуктивной и вегетативной сфер (см. рисунок). Исключение составляют древовидные виды родов *Azorina*, *Heterochaenia*, *Musschia*, имеющие и поровые зерна, как у розеточных растений, и удлиненные эпикотиль и первые междоузлия, как у безрозеточных. Метамеры с укороченными междоузлиями у них появляются в конце первого вегетационного сезона. Таким же исключением являются виды рода *Legousia*, занимающего, по мнению систематиков, спорное положение в системе (McVaugh, 1948).

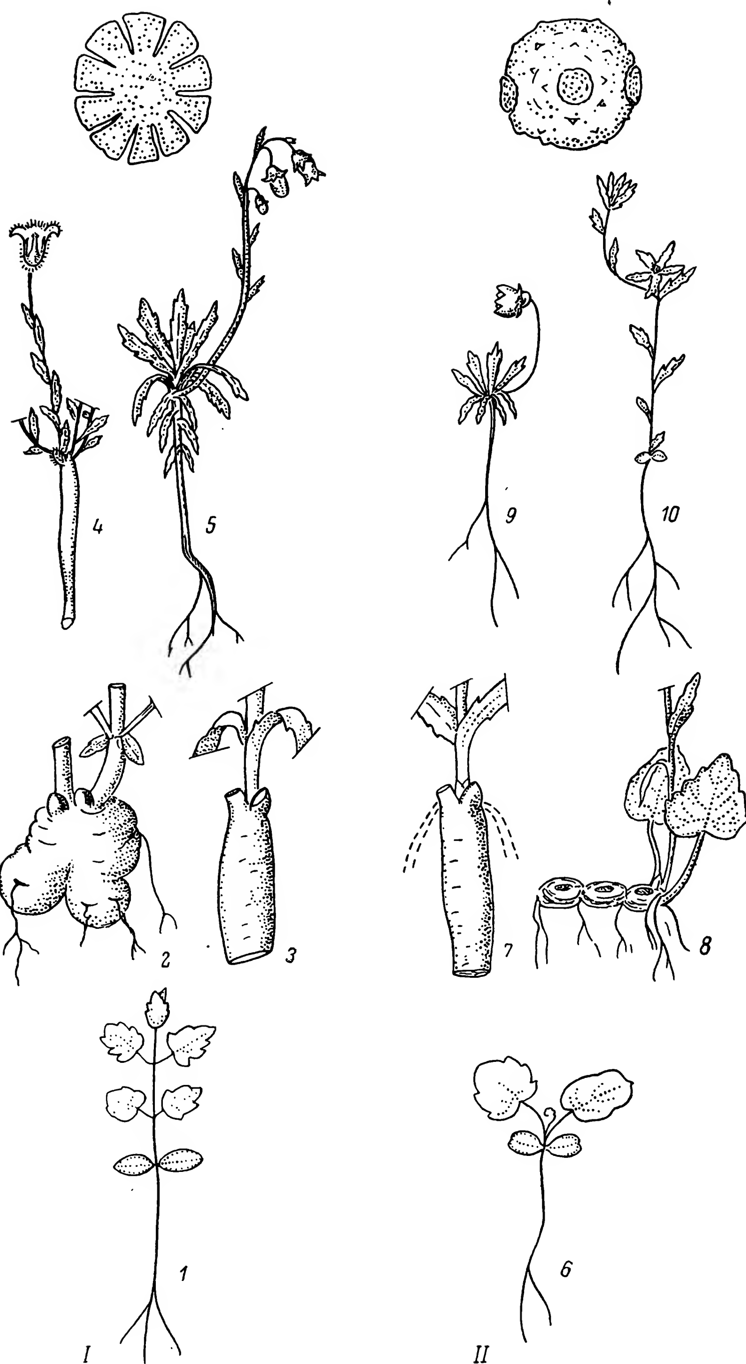
Можно предположить, что оба типа структуры проростков — безрозеточный и розеточный — возникли в семействе давно. Розеточный тип характерен в основном для групп родственных родов, которые составляют трибы *Campanuleae* и *Phyteumateae* и близкие к ним. Безрозеточный тип структуры характерен для родов, занимающих изолированное положение в системе семейства — *Ostrowskia*, *Canarina*, а также для родов со спорными родственными связями — *Codonopsis*, *Platycodon*. Их ареалы свидетельствуют, кроме того, об их палеоэндемизме. У рода *Ostrowskia*, например, ареал локализован в трех небольших районах. Род *Canarina* имеет ареал, разорванный на две части — Канарские острова и Восточная Африка, что, по мнению монографа рода (Hedberg, 1961), указывает на его древность. Это подтверждается и крайней изоляцией видов упомянутых родов в соответствующих флорах. Отсюда следует, что тип безрозеточной структуры не может быть истолкован как свойство какой-либо филетической ветви семейства; скорее это признак, сохранившийся независимо в различных филетических линиях. По-видимому, предок семейства имел безрозеточную структуру побегов, розеточная же структура возникла позже и явилась исходной для целой группы родов, в частности соединенных ныне в трибы *Campanuleae*, *Phyteumateae* и некоторые другие. Виды, для которых характерна исходная безрозеточная структура побегов, в основном встречаются в Восточной Азии, Африке, редко — в Средней Азии и на Кавказе.

Большинство растений из безрозеточной группы имеет супротивное или мутовчатое листорасположение. У *Ostrowskia magnifica* в 1-й год жизни удлиненного побега листорасположение супротивное, т. е. мутовка 2-членная, а в последующие годы мутовка 3- или 5-членная. Виды рода *Canarina* также имеют в 1-й год супротивное листорасположение, в последующие же годы — чаще всего 3-членную мутовку. Для многих исследованных видов родов *Codonopsis* (*C. purpurea*, *C. tubulosa*) и *Campanumoea* характерно супротивное листорасположение. У молодых растений *Platycodon grandiflorus* листья расположены супротивно, но с возрастом листорасположение меняется на очередное. В ряде случаев в базальной части побега листья располагаются супротивно, в средней части ясно видна расставленная мутовка, а в верхней части — очередное листорасположение.

Разнообразно листорасположение у видов рода *Wahlenbergia*. Большинству из них свойственно очередное листорасположение, но есть виды с устойчивым супротивным (*W. madagascariensis*, *W. ceratoides*) и с супротивным листорасположением, сменяющимся затем очередным (*W. silenoides*).

Оба типа листорасположения имеются у видов родов *Adenophora*, *Leptocodon*, *Cyananthus*. Так, у *Cyananthus parviflorus* — супротивное листорасположение; у *C. lobatus* супротивное листорасположение в базальной части побега затем сменяется очередным. Ряд видов имеет очередное листорасположение с момента прорастания (например, *C. microphyllus*). Супротивное листорасположение листьев отмечено у некоторых видов южно-африканских родов.

Таким образом, в сем. *Campanulaceae* имеются два типа листорасположения — очередное и супротивное с 2-, 3-, 4- и 5-членными мутовками. Первый тип преобладает, второй свойствен небольшому числу видов и родов, но именно тем, которые занимают изолированное положение в системе семейства. Кроме того, у ряда видов супротивное листорасположение отмечено на ранних этапах онтогенеза, а затем оно сменяется на очередное. Иногда взрослые растения имеют побеги, в базальной части которых супротивное листорасположение, а в верхней части — очередное, поэтому оправдана гипотеза, что именно супротивное



Две основные группы жизненных форм в сем. *Campanulaceae*, отличающиеся строением проростков

I — безрозеточная, *II* — розеточная. *1* — проросток *Canarina canariensis*, *2* — подземные органы взрослого генеративного растения *C. canariensis*, *3* — то же *Platycodon grandiflorus*, *4* — стержнекорневое растение *Cyananthus microphyllus*, *5* — канделябровидное деревцо *Azorina vidalii*, *6* — проросток *Campanula latifolia*, *7* — подземные органы генеративного растения *Adenophora kurilensis*, *8* — корневищное многолетнее растение *Symphyandra cretica*, *9* — многолетнее растение *Campanula* sect. *Scapiflorae*, *10* — однолетнее растение *Githopsis calycina*.

листорасположение было в семействе первичным. Виды с супротивным типом листорасположения встречаются в основном в Восточной Азии, реже — в Африке и Средней Азии.

Листья у представителей сем. *Campanulaceae* простые, цельные, без прилистников. Исключение составляет вид *Petromarula pinnata* — эндемик о. Крит, имеющий перистые листья. У некоторых южно-африканских растений из родов *Merciera*, *Roella*, *Prismatocarpus* и других листья шиловидные, центрические. Подавляющее же большинство колокольчиковых имеет дорсивентральные листья с цельной пластинкой, зубчатой по краю. Такие же листья такого же типа в начале онтогенеза развиваются у видов с центрическими листьями. Именно этот тип листа был, по-видимому, и у предковой формы. У всех исследованных видов узел оказался однопучковый, однолакунный. Аналогичные данные для других видов колокольчиковых приведены в сводке C. Metcalfe и L. Chalk (1950).

Интересно отметить две биологические особенности листьев у видов сем. *Campanulaceae*: во-первых, кратковременность их жизни и, во-вторых, отсутствие у них отделительного слоя. Недолговечность листьев растений сезонного климата естественна, но у колокольчиковых столь же краток период жизни листьев и у тех видов, которые встречаются в районах с бессезонным климатом. Так, у *Azorina vidalii* в ровном климате Азорских островов зеленые листья сохраняются круглый год, но каждый лист живет на побеге только около трех месяцев. Такова же продолжительность жизни листьев у *Musschia wollastonii* и у видов рода *Wahlenbergia* из тропической Африки. Отмирающие листья у видов рода *Azorina* и *Musschia* не опадают, а долго остаются на побеге и отрываются только при механическом воздействии. Отделительный слой не образуется. Следовательно, предковая форма семейства могла иметь неопадающие листья, срок жизни которых был довольно кратким — 3—4 месяца.

Длительность жизни побегов предковой формы сем. *Campanulaceae* и тип их ветвления очень трудно реконструировать, так как разнообразие сегодняшних колокольчиковых чрезвычайно велико. У них представлены оба типа бокового ветвления — моноподиальное и симподиальное. Эти оба варианта могут сочетаться у видов одного рода, в частности у *Campanula*, *Wahlenbergia*. В то же время у видов каждой подсекции рода *Campanula* тип ветвления строго детерминирован, кроме видов, относящихся к подсекции *Symphyandriformes*, где сохраняется способность перехода к цветению как центральной, так и боковых почек. У *Musschia wollastonii* соцветия также появляются из центральной открытой почки и из пазух зеленых листьев, расположенных вблизи верхушки. Все сказанное выше позволяет предположить, что у предковой формы семейства не было разделения побегов на вегетативные и репродуктивные.

У предковой формы, по-видимому, не было сформированных почек возобновления, закрытых чешуями. На ранних этапах онтогенеза, а иногда и в течение нескольких лет жизни большинство видов родов *Campanula*, *Edraianthus*, *Symphyandra*, *Wahlenbergia* имеет круглый год открытую розетку листьев. У видов родов *Azorina*, *Musschia* боковая меристема паренхиматизируется, боковые побеги могут появляться только из пазух зеленых, еще растущих листьев. В дальнейшем пазушная меристема исчезает и в случае гибели розетки зеленых листьев все растение погибает. Можно предположить поэтому, что предковая форма была монокарпиком, так как вся живая наружная меристема реализовывалась в цветущие побеги, а почек возобновления не было.

У огромного большинства колокольчиковых имеется стержневой корень. У ряда видов главный корень значительно утолщен и вместе с гипокотилем образует клубень. Такой клубнеобразный утолщенный корень имеется у видов родов *Canarina*, *Ostrowskia*, некоторых видов родов *Codonopsis* и *Campanumoea*. Придаточная корневая система отмечена в основном у некоторых видов крупных родов — *Campanula*, *Wahlenbergia*. Предковой форме был, очевидно, свойствен стержневой корень.

Представители сем. *Campanulaceae* отличаются значительным разнообразием и в расположении цветков (Carolin, 1967). Большая часть видов и родов имеет соцветия, но иногда встречаются одиночные цветки. Этот случай, в ча-

стности, отмечен у некоторых высокогорных видов рода *Campanula* (*C. ciliata*, *C. biebersteiniana*, *C. bellidifolia*), имеющих специализированные репродуктивные побеги и центральную розетку листьев. Жизненная форма упомянутых видов отражает приспособление растений к существованию при коротком вегетационном периоде высокогорий, и в ней четко видны черты редукции. Результатом редукции являются одиночные цветки видов рода *Peracarpa*. Одиночные терминальные цветки имеют также некоторые виды родов *Cyananthus*, *Leptocodon*, *Roella*. У некоторых видов рода *Cyananthus*, кроме одиночных цветков, есть также двулучевой верхоцветник (цимоид). У видов рода *Roella*, кроме конечного цветка, в пазухах верхних листьев закладываются бутоны, которые не развиваются в цветки (Тамамшян, 1965). Этим подтверждается вторичность одиночного цветка. Такую же картину наблюдал и А. А. Колаковский (устное сообщение) на примере растений вновь описанного им рода *Mzymtella*. У растений этого рода закладывается соцветие, а развивается только один цветок. Для предковой формы семейства несомненно было характерно соцветие.

Соцветия современных колокольчиковых разнообразны, но все же имеются некоторые общие черты. Для всего семейства характерен верхоцветный (или закрытый, или монотелический) тип. Верхушечный цветок, как правило, раскрывается первым. Распускание боковых цветков обычно происходит в базипетальной последовательности, но редко возможны также и два других случая — акропетальная последовательность и смешанное раскрывание, при котором первыми открываются цветки в середине соцветия, а затем — вверху или внизу (например, у видов рода *Adenophora*). Исключение из общего правила составляют виды родов *Jasione*, *Phyteuma* и отдельные экземпляры *Campanula rapunculoides*, развивающие соцветия открытого типа. Общей чертой также является облиственность соцветий, в основном соцветия фрондозные или фрондулезные, редко брактеозные.

По мнению Stebbins (1973) и Тахтаджяна (1980), из всех известных типов закрытых соцветий исходный представляет собой простой малоцветковый верхоцветник (облиственный цимоид — leafy cyme). Как показывают сопоставления соцветий разных родов сем. *Campanulaceae*, исходным действительно является облиственный цимоид, который, в частности, характерен для *Platycodon grandiflorus*. Близкий тип соцветия имеется у некоторых видов родов *Wahlenbergia* (*W. tsaratananae*), *Campanumoea*, *Codonopsis*. Двулучевой верхоцветник развивается у видов рода *Canarina*, при этом боковые ветви супротивные. Многолучевой верхоцветник (или плеохазий, или плейотирс) отмечен у *Gadellia lactiflora*, у видов рода *Heterochaenia*, у некоторых видов рода *Wahlenbergia* и у *Ostrowskia magnifica* на 3-й и 4-й годы цветения. Представители семейства с исходным типом соцветия в основном встречаются в Азии, а также в Африке, Макаронезии, частично — в Средиземноморье. В семействе можно наглядно проследить все модификации сложного верхоцветника. У видов рода *Trachelium* соцветие — щитковидный, у *Campanula glomerata* — своеобразный головчато-колосовидный, у видов родов *Microcodon*, *Edraianthus* — головковидный, а у *Campanula thyrsoidea* — колосовидный верхоцветник.

Следовательно, в процессе эволюции соцветие колокольчиковых изменялось, во-первых, в сторону упрощения, появления одиночного цветка. При этом происходило изменение всего растения, его жизненной формы. Примеры подобного рода есть среди видов родов *Campanula*, *Peracarpa*, *Roella*, *Wahlenbergia*. Во-вторых, происходило усложнение структуры, вырабатывались компактные соцветия, например состоящее из мелких цветков щитковидное у видов родов *Diosphaera*, *Trachelium*, или головковидное — у *Jasione*, *Phyteuma*.

Таким образом, сравнительно-морфологическое исследование отдельных признаков представителей сем. *Campanulaceae* с привлечением данных онтогенеза позволило высказать предположения о том, какими были структуры, характеризующие внешний вид предковой формы. Для того, чтобы решить вопрос, травянистой или древесной была исходная форма, нужно сравнить, каково распределение исходных признаков среди ныне существующих травянистых и древовидных видов.

Один из бесспорно древних признаков в строении ксилемы — лестничные перфорационные пластинки члеников сосудов — имеются как у травянистых

(*Platycodon grandiflorus*, *Canarina canariensis*), так и у древовидных (*Musschia wollastonii*) растений. Безрозеточная структура побегов свойственна и древовидным, и травянистым жизненным формам, однако супротивное листорасположение отмечено только у травянистых растений, у них же имеется исходный для семейства тип соцветия, цветки с непостоянным числом долей, с верхней завязью. У травянистых растений обнаружены пыльцевые зерна наиболее примитивного строения. Следовательно, подавляющее большинство исходных в семействе признаков найдено у видов, имеющих травянистую жизненную форму.

С другой стороны, авализ признаков, присущих древовидным растениям, выявляет довольно пеструю картину. Например, *Azorina vidalii* — канделябровидное карликовое деревцо, растущее в равномерно влажном климате Азорских островов, имеет членики сосудов с простой перфорационной пластинкой. Казалось бы, водопроводящие элементы не испытывают здесь «давление отбора» и скорость эволюционных преобразований в этом направлении не должна быть высокой. Иными словами, этот вид имел все условия сохранить членики сосудов с лестничной перфорацией, если бы у его ближайшего предка они были. «Древесность» *A. vidalii* выражена в наличии стволика, приподнимающего розетку листьев обычно на 50—70 см над поверхностью почвы; высота стволика зависит от условий произрастания: в неблагоприятных условиях она может быть всего 5—7 см. В этом случае *A. vidalii* чрезвычайно напоминает по внешнему виду высокогорные травянистые виды рода *Campanula* из подсекции *Scapiflorae*, имеющие неветвящийся центральный побег, погруженный в верхний почвенный горизонт, и боковые репродуктивные побеги.

Оба вида рода *Musschia* — *M. wollastonii* (карликовое деревцо) и *M. aurea* (карликовый кустарник), так же как *A. vidalii*, отличаются значительной гетеробатмичностью признаков. Так, членики сосудов у них разнообразные, есть среди них с лестничными перфорационными пластинками и с простыми. Многие признаки сближают виды рода *Musschia* и *A. vidalii* с растениями розеточной группы. Например, листорасположение у этих видов очередное, пыльцевые зерна у видов древовидных родов поровые, продвинутого типа. Важно отметить, что число хромосом у *Azorina vidalii* 2n=56 (Gadella, 1964), а у *Musschia aurea* 2n=32 (Perez de Paz, 1978). Сравнение с древними диплоидными представителями семейства, у которых 2n=16, 2n=18, вынуждает считать числа хромосом древовидных видов производными. И, наконец, анатомические исследования стебля (Шулькина, Зыков, 1980) показали, что ни одна из исследованных древовидных форм не может быть отнесена к пахикаульным формам Корнера, т. е. и по анатомическим признакам не может быть исходной.

Следовательно, исследованные древовидные колокольчиковые нужно признать специализированными вторичными жизненными формами. Наличие у них развитого эпикотиля и удлиненных в первый год жизни междоузлий (длина которых зависит от условий произрастания) можно объяснить рекапитуляцией. Такие аномальные случаи проявления архаичного для семейства типа проростка отмечались и у других немногих видов (Шулькина, 1974). Следовательно, островные формы являются в данном случае уклонением от магистрального пути эволюции. Бедность островных биоценозов и как следствие этого ослабление борьбы за существование допускают известные отклонения от генеральной линии эволюции и увеличивают значение генетико-автоматических процессов, повышая роль «принципа основателя». Так, на о. Тенериф, где в близких условиях встречаются виды двух родов *Musschia* и *Canarina*, древовидная форма (*Musschia*) — типично островной эндемик, а виды древнего рода *Canarina*, ареал которого включает не только Канарские острова, но и континентальные районы Восточной Африки, представлены травянистыми растениями. Особые условия островов позволили сохранить некоторые древние черты жизненных форм у колокольчиковых: например, большую продолжительность формирования удлиненных репродуктивных побегов, которая у *Azorina vidalii* составляет 2—3 года. Такой признак почти не встречается у жизненных форм растений Средиземноморья, откуда, по-видимому, предок рода *Azorina* и попал на острова (Guppy, 1917), так как удлиненные облиственные побеги не смогли бы пережить неблагоприятный период.

В то же время установление производности существующих древовидных жизненных форм еще не свидетельствует бесспорно в пользу травянистости предковой формы. Проведенные исследования показывают, что у анцестрального типа побеги были многолетними и удлиненными. В сложившейся терминологии трудно найти название для характеристики предковой жизненной формы. Это — и не травянистое, и не древесное растение из числа ныне существующих. Подобные переходные формы упоминались в ряде работ (Jeo, 1973; Tomlinson, 1977). Возможно, архаичные колокольчиковые стоило бы назвать древовидным бессезонным травянистым растением, хотя совмещение в одном названии двух взаимоисключающих понятий «древовидные» и «травянистые» весьма спорно. Наибольшее число представителей семейства, для которых свойственны исходные черты, встречается в Восточной Азии, а также в Африке, Макаронезии и частично — в Восточном Средиземноморье.

Настоящее исследование позволяет считать, что расхождение основных признаков жизненных форм в семействе произошло давно, по-видимому, одновременно с ранней дифференциацией семейства. Огромную роль в расхождении признаков жизненных форм сыграли изменения, произошедшие на раннеонтогенетических стадиях. Проростковая стадия исключительно важна для жизни растений, по сути дела она является критической. Это неоднократно подчеркивалось многими исследователями, а в отдельных случаях значение ее признано и систематиками (Васильченко, 1938; Stebbins, 1971).

В рамках сем. *Campanulaceae*, как было показано, выделены два типа проростков — безрозеточный и розеточный. Безрозеточные побеги следует признать в семействе первичными. Растения, которым они свойственны, относятся к различным жизненным формам. Среди них есть однолетники, многолетние травы, лианы; стержнекорневые, клубневые и т. д. Несмотря на разнообразие этих жизненных форм, всем им свойственна одна общая черта: удлиненные безрозеточные побеги всегда однолетние, моноциклические. Это справедливо даже для растений, виргинильный период которых длится несколько лет. Как неоднократно отмечалось (Scharfetter, 1922; Культиасов, 1950), определенный ритм является очень важной чертой жизненной формы. Самым главным результатом эволюции этой группы жизненных форм является фиксация строгой годичной ритмики. Период активной жизнедеятельности при достаточном тепле и влаге летом сменяется у них периодами глубокого органического покоя в сухие зимние месяцы. Наибольшее число таких жизненных форм сосредоточено в Восточной Азии, климат которой схематично можно представить как сочетание двух сезонов: влажного теплого и сухого прохладного. Здесь основной фон растительности — мезофильные листопадные леса. Колокольчиковые в этих районах вегетируют в летнее влажное время и покоятся в сухое. Они сохранили в основном многие мезофильные черты, такие, например, как структура листьев, несовершенная водопроводящая система и др. В этом ясно прослеживается связь флорогенеза и филогенеза, установленная Ан. А. Федоровым (1958) и проиллюстрированная им на примере рода *Pyrus*, а Р. В. Камелиным (1979) — на ряде среднеазиатских родов.

Подобную жизненную форму — геофит с сохранившейся мезофильной структурой надземных однолетних побегов — можно также видеть у видов родов, современные ареалы которых находятся в районах с сухим климатом. Например, *Ostrowskia magnifica* произрастает в Средней Азии, виды рода *Canarina* растут на Канарских островах и в Восточной Африке. Места обитания этих растений — в основном влажные склоны гор, заросли кустарников, где годовая норма осадков 600 мм (Камелин, 1979). По-видимому, и *Ostrowskia magnifica*, и виды рода *Canarina* представляют собой остатки мезофильной флоры, некогда здесь существовавшей. Период активного роста приурочен у видов рода *Canarina* к зимним месяцам, а у *Ostrowskia magnifica* — к ранней весне, времени выпадения основных осадков. Исключительно четкая детерминированность продолжительности периода активной жизнедеятельности и периода покоя подтверждает давнее пребывание этих родов в соответствующих районах.

Как известно, климат Средней Азии монотонно изменялся в сторону усиления континентальности, в направлении иссушения (Краснов, 1888). Когда климат в этом районе стал засушливым, почти все древние колокольчиковые,

бывшие мезофитами, вымерли. Этим и объясняется тот факт, что *Ostrowskia magnifica*, а также виды рода *Canarina* столь изолированы в таксономическом отношении и почти не имеют связей в соответствующих флорах.

Следовательно, жизненные формы с удлиненными побегами и строгой ритмичностью роста явились результатом ксероморфогенеза и криоморфогенеза. Иными словами, стимулом к возникновению подобных жизненных форм могли быть, с одной стороны, аридизация климата, а с другой — возрастающее похолодание в ряде районов северного полушария. В сем. *Campanulaceae*, таким образом, ксерофильное и криофильное направления способствовали выработке сходных жизненных форм, «убегающих» как от засухи, так и от холода.

Другое направление криофильной эволюции привело к появлению проростков с укороченным эпикотилем и образованию у растений приземной розетки. Это обеспечило молодым растениям более влажные условия и коренным образом изменило взаимоотношения растений со средой, в том числе их положение в сообществе. Розетка позволила и взрослым растениям перезимовывать под защитой снегового покрова. На основе розеточной структуры возникло большое разнообразие жизненных форм. Среди них встречаются однолетники, многолетники, а также полудревесные растения, подушки, простатные формы, растения с однолетними и многолетними побегами, с симподиальным и моноподиальным типами ветвления, наземно и подземно зимующие. Все эти разнообразные жизненные формы в начале онтогенеза развиваются одинаково — имеют укороченный розеточный побег. Совершенно очевидно, что возникновение розетки можно считать проявлением биологического прогресса. Последнее положение доказывается тем, что: 1) эта группа видов, в частности виды рода *Campanula*, увеличиваются в числе; 2) ареал постепенно расширяется — виды группы заняли пространства, освободившиеся из-под ледника или бывшие дном моря; 3) группа распалась на целый ряд подчиненных систематических единиц; в частности трибы *Campanuleae*, *Phyteumateae*, роды, секции и виды, их составляющие.

Среди растений «розеточной» группы, так же как и среди «безрозеточной», есть обитатели сравнительно сухих районов. Это, во-первых однолетники, у которых фаза розетки проходит крайне быстро и число метамеров, имеющих укороченные междоузлия, составляет всего 2—3, а иногда и 1. Так развиваются виды родов *Brachycodonia*, *Campanula*, *Githopsis* и др. У этих растений удлиненный побег является вторичным. Во-вторых, в сухих местах Восточного Средиземноморья немногочисленные многолетние колокольчиковые имеют крайне специализированные жизненные формы. У отдельных видов листья розеточного побега представлены лишь катафиллами и срок вегетации растений укорочен. Те немногие виды, срок вегетации которых более продолжительный (*Campanula incanescens*, *C. lehmanii*), имеют черты ксероморфных растений: мелкие листья, сильное опушение и др. Однако родственные связи этих видов с видами менее ксероморфного облика, например, *C. eugeniae*, обнаруживают в них недавних ксерофитов.

Третье, совершенно особое направление эволюции жизненных форм в сем. *Campanulaceae* прослеживается у видов и родов, произрастающих в Южной Африке. Здесь, как и в других районах, есть однолетники, двулетники, многолетники и полудревесные жизненные формы, но внешний вид колокольчиковых здесь совершенно необычен. Большинство видов имеют узкие, шиловидные центрические листья, жесткость которых объясняется значительно развитой склеренхимной тканью. Несколько родов целиком представлены видами исключительно ксероморфного облика, это виды родов *Merciera*, *Rhigiophyllum*, *Roella*, *Prismatocarpus*, *Microcodon*. Облик растений прекрасно согласуется с обликом других обитателей финбошей с эриками и оливками. Это снова пример единства флорогенеза и филогенеза. Как полагал Е. В. Вульф (1944: 476), «не следует считать, что смены климата в Южной Африке носили такой же катастрофический характер, как в северном полушарии. Они происходили медленно и постепенно». По-видимому, это постепенное изменение климата привело к выработке совершенно особых приспособительных признаков и жизненных форм у южно-африканских представителей сем. *Campanulaceae*.

В заключение необходимо отметить, что некоторые морфологические тен-

денции не были в полной мере необратимыми. При изменении условий произрастания однажды наметившиеся тенденции сменились на противоположные. Результатом явилось сходство жизненных форм совсем далеких, не родственных между собой видов и родов. Примером может служить сходство жизненных форм у взрослых растений *Platycodon grandiflorus* и видов *Adenophora*, конвергентная природа которого выявляется при изучении растений в онтогенезе, когда выявляется, что в виргинильном периоде виды *Adenophora* имеют укороченный вегетативный побег, отсутствующий у растений *Platycodon grandiflorus*. Образование удлиненного побега у однолетних видов — также пример изменения направления эволюционных тенденций.

Следовательно, исследования онтогенеза жизненных форм представителей сем. *Campanulaceae* показывают, что направления морфологических преобразований у них менялись неоднократно и что жизненные формы современных растений являются отражением сложной истории взаимоотношений организмов и среды, оказывающей то дифференцирующее, то стабилизирующее воздействия.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. — Сов. бот., № 3. — *Вульф Е. В.* (1944). Историческая география растений. История флор Земного Шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Гатцук Л. Е.* (1976). Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. — Тр. МОИП, т. 42. — *Камелин Р. В.* (1979). Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука. — *Колаковский А. А.* (1973). Каталог ископаемых растений Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. — *Краснов А. Н.* (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. — Зап. Русск. геогр. общ. по общей геогр., т. 19. — *Культиасов М. В.* (1950). Проблема становления жизненных форм у растений. — В кн.: Пробл. бот., т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Серебряков И. Г.* (1962). Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа. — *Скворцов А. К.* (1968). Ивы СССР. М.: Наука. — *Тамамшян С. Г.* (1965). «Сверхэволюционные» формы чашечки и их значение для филогенетической проблемы *Asteraceae* Link. — Тр. МОИП, т. 13. — *Тахтаджян А. Л.* (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Тахтаджян А. Л.* (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука. — *Тахтаджян А. Л.* (1980). Соцветие. — В кн.: Жизнь растений, т. 5 (1). М.: Просвещение. — *Федоров Ан. А.* (1958). О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.). — В кн.: Материалы истор. флоры и растит., т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Шулькина Т. В.* (1974). Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР. — Бот. журн., т. 59, № 3. — *Шулькина Т. В., Зыков С. Е.* (1980). Анатомическое строение стебля в семействе *Campanulaceae* Juss. s. str. в связи с эволюцией жизненных форм. — Бот. журн., т. 65, № 5. — *Briggs B. G., Johnson L. A. S.* (1979). Evolution in *Myrtaceae*: evidence from inflorescence structure. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, vol. 102, № 4. — *Carlquist S.* (1976). Tribal interrelationships and phylogeny of the *Asteraceae*. — Aliso, vol. 8, № 4. — *Carolin R. C.* (1967). The concept of the inflorescence in the order *Campanulaceae*. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, vol. 92, № 1. — *Davis P. H.* (1978). The moving staircase: a discussion on taxonomic rank and affinity. — Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, vol. 36, № 2. — *Davis P. H., Heywood V. H.* (1963). Principles of angiosperm taxonomy. Edinburgh—London. — *Gadella T. W. G.* (1964). Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. — Wentia, vol. 11. — *Grassl C. O.* (1967). Phylogenetic concepts and the archetype of the *Magnoliophytes*. — Taxon, vol. 16, № 5. — *Guppy H. B.* (1917). Plant seeds and currents in the West Indies and Azores. — J. Linn. Soc., vol. 11. — *Hedberg O.* (1961). Monograph of the genus *Canarina L.* — Svensk Bot. Tidskr., vol. 55, № 1. — *Heywood V. H.* (1977). Principles and concepts in classification of higher taxa. — Plant Syst. and Evol., Suppl., № 1. — *Jeo R. F.* (1973). The biology and systematics of *Geranium* sections *Anemonifolia* Knuth and *Ruberta* Dum. — Bot. J. Linn. Soc., vol. 67, № 4. — *McVaugh R.* (1948). Generic status of *Triodanis* and *Specularia*. — Rhodora, vol. 50, № 590. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* (1950). Anatomy of the dicotyledons, vol. 1—2. Oxford, Clarendon press. — *Müller J.* (1981). Fossil pollen records of extant angiosperms. — Bot. Rev., vol. 47, № 1. — *Perez de Paz J.* (1978). Estudio palinologico de las Campanulaceas endemicas de la region Macaronesica. — Bot. Macaronesica, vol. 6. — *Scharfetter R.* (1922). Klimarhytmik, Vegetationsrhytmik und Formationrhytmik. — Oesterr. Bot. Z., Bd 71, № 7—8. — *Stebbins G. L.* (1971). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms seeds and seedlings. — Ann. Rev. Ecol. and Syst., vol. 2. — *Stebbins G. L.* (1973). Evolutionary trends in the inflorescence of angiosperms. — Flora, vol. 162. — *Stebbins G. L.* (1974). Flowering plants evolution above the species level. Harvard Univ. Press. — *Stebbins G. L.* (1975). Deduction about transspecific evolution through extrapolation from processes at the population and species level. — Ann. Mi. Bot. Gard., vol. 62, № 3. — *Tomlinson P. B.* (1977). — Plant morphology and anatomy in the tropics — the need for integrated approaches. — Ann. Mi. Bot. Gard., vol. 64, № 4.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 V 1983.

SUMMARY

The range of life-forms in the *Campanulaceae* family includes annual and perennial herbaceous plants and woody forms. Heterobathmy of characters does not support the conclusion that any of existing life-forms could be initial. Divergence of characters occurred in the family long ago, evidently simultaneously with the differentiation of characters. Cryophilous evolutionary trend becomes apparent in the precise year's rhythm and establishment of the monocyclic shoot, and secondly, in the formation of the ground rosette. Based on this structure, a considerable number of specialized life-forms, including woody forms, have emerged. Xerophilous evolutionary line is clearly traced in the *Campanulaceae* from South Africa.

УДК 581.9 (574)

Н. И. Никольская

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА СТЕПНОЙ ЧАСТИ КАЗАХСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

N. I. NIKOLSKAYA. GEOGRAPHIC ANALYSIS OF THE HALOPHYTIC FLORISTIC COMPLEX COMPOSITION IN THE STEPPE PART OF THE KAZAKHSTANIAN HILLOCKY PLAIN

Рассматривается географическая структура галофитного флористического комплекса, связанного с солончаками и солонцами степной части Казахского мелкосопочника (КМ). Приводится классификация географических элементов этого комплекса, и кратко характеризуется их роль в создании растительности засоленных местообитаний КМ. Установлено, что 88.6% галофитов распространено только на материке Евразия, среди них 77.2% видов встречается исключительно в пределах Древнего Средиземья. 11.4% видов отмечено на нескольких материках. Эндемичных видов среди галофитов в КМ нет. Наиболее многочисленна группа галофильных видов, ареалы которых охватывают наряду со степной частью КМ и пустыни Турана. Это подтверждает высказанную ранее идею о тесных связях галофитного флористического комплекса с флорой пустынь.

В течение ряда лет мы изучали растительность солончаков и солонцов степной территории КМ, при этом большое внимание уделяли их флористическому составу. Эта работа — часть многолетних исследований растительного покрова и флоры КМ, проводимых под руководством академика Е. М. Лавренко сотрудниками отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и ряда научно-исследовательских институтов АН СССР и АН КазССР («Природное районирование Северного Казахстана», 1960; «Труды Ботанического института АН СССР», 1961; «Биокомплексные исследования в Казахстане», 1969а, б, 1976; Карамышева, Рачковская, 1973, и др.).

В процессе исследования мы выявили флористический состав сообществ, связанных в КМ с солончаками и солонцами. Характеристика таксономического состава галофитного флористического комплекса опубликована ранее (Никольская, 1982). Настоящая работа посвящена выявлению состава и соотношения географических элементов в сложении галофитного флористического комплекса с целью установления степени его самобытности.

Ареалы галофитов определяли с привлечением литературных источников: «Флора Западной Сибири» (1927—1949), «Флора СССР» (1934—1964), «Конспект флоры Монгольской Народной Республики» В. И. Грубова (1955), «Флора Казахстана» (1956—1966), «Растения Центральной Азии» (1963—1971), «Флора средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964). Были использованы также опубликованные карты ареалов видов (Meusel, 1943, 1965; Hultén, 1962; Білик, 1963; Быстрова, Миняев, 1969; Мусаев, 1969; Таганов, 1969) и работы автора по изучению ареалов (Лавренко, Никольская, 1963; Никольская, 1972). Распределение видов растений в пределах КМ уточняли по полевым наблюдениям автора, а также по материалам Гербария БИНа и гербария, собранного сотрудниками отдела геоботаники БИНа во время экспедиционных исследований территории КМ. В полевых условиях определяли связь видов с типами почв, элементами рельефа и роль галофитов в образовании растительного покрова.

Для выявления географической структуры галофитного флористического комплекса предложена система географических элементов (Никольская, 1975). Под термином «геоэлемент флоры», вслед за Г. Вальтером (Вальтер, Алехин, 1936) и многими другими исследователями, мы понимаем совокупность видов со сходными современными ареалами. Представления (гипотезы) о происхождении вида мы не учитывали при отнесении вида к тому или иному геоэлементу. Существует ряд классификаций типов ареалов, принимающих во внимание не только характер распространения растений, но и представления об их происхождении и расселении (Гроссгейм, 1936; Мешков, 1953, и др.). Однако многие ученые считают, что географическая структура флоры и генезис флоры являются самостоятельными предметами исследования, взаимно дополняющими друг друга, поэтому географический и генетический анализы флоры следует проводить отдельно (Вальтер, Алехин, 1936; Лавренко, 1940, 1942, 1944, 1967; Вульф, 1941; Алехин, 1950; Білик, 1963; Рубцов, Привалова, 1964; Юрцев, 1965; Карамышева, Рачковская, 1973, и др.). Мы придерживаемся того же мнения.

Систематизация данных об ареалах должна быть подчинена конкретным ботанико-географическим задачам (Толмачев, 1962). Характер классификации меняется в зависимости от того, какая флора изучается и какие вопросы должны быть разрешены, поэтому мы не могли использовать существующие классификации ареалов и в том числе классификацию географических элементов галофитной флоры Украины Г. І. Білика (1963), которая дает возможность охарактеризовать географическую структуру флоры только в самых общих чертах, так как включает всего шесть геоэлементов. Для флоры степной части КМ была предложена система геоэлементов З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1973), в которой с особой детальностью рассмотрена география типично степных элементов. Поскольку мы изучали галофильные виды флоры КМ, то обратили особое внимание на географию галофитного флористического комплекса этой флоры и разработали для него систему геоэлементов. При создании системы геоэлементов мы, так же как и Карамышева и Рачковская (1973), использовали принцип сопоставления территорий современного распространения видов с выделами ботанико-географического районирования, так как оно лучше всего отражает закономерности в распространении растительного покрова в связи с физико-географическими условиями. В основу было положено районирование аридных и субаридных территорий Евразии, предложенное Лавренко (1962, 1965, 1970а, б). Наименования геоэлементов отражают те названия ботанико-географических регионов, в которых расположены ареалы соответствующих видов растений.[1] В целях более точной характеристики распространения видов ряд геоэлементов подразделен на субэлементы — термин «субэлемент» в этом же значении употреблял Ю. Д. Клеопов (1938).

Галофитный флористический комплекс КМ содержит 123 вида высших растений (Никольская, 1982). Изучение их современного распространения показало, что видам этого комплекса при небольшом их числе свойственно значительное разнообразие ареалов.

Соответственно нами выделено 17 геоэлементов.

1. Космополиты. К этой группе относятся 2 вида (1.6% от всего числа видов галофитной флоры) — *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla и *Spergularia marina* (L.) Griseb. (=*S. salina* J. et C. Presl).

2. Панамерикано-евразиатский (1; 0.8%).[2] Виды встречаются в Северной и Южной Америке и Евразии. Из них в КМ отмечен *Plantago salsa* Pall.

---

[1] Отнесение вида к определенному геоэлементу проводили на основании того, в какой области преимущественно лежит его ареал. Учитывали также фитоценотическую роль вида в этой области. Так, *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. Krecz. отнесен к северотуранско-казахстанскому геоэлементу, исходя из того что его ареал захватывает лишь незначительную часть пустынь Северотуранской провинции Сахаро-Гобийской пустынной области, а в основном расположен на степной и лесостепной территории Евразиатской степной области. В том случае, когда ареал вида находится в пределах одной области, наименование геоэлемента строится путем перечисления названий заселенных видом ее подразделений в порядке их расположения с запада на восток. Например, казахстанско-монгольский геоэлемент.

[2] Здесь и далее первая цифра в скобке означает число видов, вторая — их процентное содержание от всего числа видов галофитного комплекса.

3. Голарктический (9; 7.3%). Виды распространены в пределах Голарктики (т. е. во внетропической Евразии и Северной Америке). Многие произрастают от побережий Северного Ледовитого океана на севере до пустынных территорий на юге. К этой группе относятся *Salicornia europaea* L., *Glaux maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees, *Triglochin maritimum* L. и некоторые другие виды.

4. Африкано-западносредиземный (2; 1.6%). Виды произрастают в Северной и Южной Африке и на территории западной части Древнего Средиземья (Древнее Средиземье понимается в трактовке Лавренко, 1962). Они не заходят в пределы степной и пустынной подобластей Центральной Азии. Представителями этой группы являются *Frankenia hirsuta* L. и *F. pulverulenta* L.

5. Палеарктический (14; 11.4%). Виды распространены во внетропической Евразии. Геоэлемент подразделяется на следующие субэлементы:

5а. Собственно палеарктический (4; 3.3%). Виды встречаются и в гумидных, и в аридных регионах Евразии. Часть их отсутствует в гумидных районах азиатского континента. В эту группу входят *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Polypogon maritimus* Willd. и *Atriplex tatarica* L.

5б. Западнопалеарктический (5; 4.1%). Виды обитают в гумидных районах Европы, степях и пустынях Евразии, но не заходят в Центральную Азию. К ним относятся *Atriplex prostrata* Boucher, *Bassia hirsuta* (L.) Aschers., *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit. и др.

5в. Восточнопалеарктический (3; 2.4%). Виды встречаются в субаридных и аридных регионах внетропической Азии, включающих Заволжско-Казахстанскую провинцию Причерноморско-Казахстанской подобласти и Центральноазиатскую подобласть Евразиатской степной области, пустынные территории Турана и Центральной Азии. Они растут также в районах с влажным климатом в пределах Азии. Некоторые из них встречаются на юге европейской части СССР. В группу входят *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene, *Salsola collina* Pall., *Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor. и др.

5г. Евросибирский (2; 1.6%). Эта группа объединяет виды, произрастающие в гумидных и степных районах Евразии. Сюда относятся *Artemisia rupestris* L. и *A. latifolia* Ledeb.

6. Средиземный (10; 8.1%). Виды произрастают на территории Древнего Средиземья: в Средиземноморской вечнозеленолесной области, Евразиатской степной области, Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластях Сахаро-Гобийской пустынной области (СГпо). В Сахаро-Синдской подобласти этой области они чаще всего отсутствуют. Выделяются следующие субэлементы:

6а. Общесредиземный (5; 4.1%). К видам данной группы относятся *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *C. schoenoides* (L.) Lam., *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze и *Hymenolobus procumbens* (L.) Fourr.

6б. Средиземный с ограниченным распространением в Средиземноморской вечнозеленолесной области (5; 4.1%). Эти виды встречаются преимущественно в Евразиатской степной области, Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластях СГпо (некоторые виды отсутствуют в южных провинциях). Представителями являются *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *S. prostrata* Pall., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Asparagus brachyphyllus* Turcz.

7. Западносредиземный (8; 6.5%). Ареал видов охватывает западную часть территории Древнего Средиземья: Средиземноморскую вечнозеленолесную область (иногда лишь ее восточную часть), Причерноморско-Казахстанскую подобласть Евразиатской степной области и Ирано-Туранскую подобласть СГпо. Эти виды, как правило, отсутствуют в Центральной Азии, но некоторые проникают в ее наиболее западные районы. Выделяется два субэлемента:

7а. Собственно западносредиземный (6; 4.9%) — *Camphorosma monspeliaca* L., *Scorzonera parviflora* Jacq., *Tetradiclis tenella* (Ehrenb.) Litv. и др.

7б. Западносредиземный, отсутствующий в Средиземноморской вечнозеленолесной области (2; 1.6%), — *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh., *Gypsophila perfoliata* L.

8. Восточносредиземный (15; 12.2%). Виды обитают в азиатской части Евразиатской степной области, в Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластях СГпо. Геоэлемент слагают три субэлемента:

8а. Собственно восточносредиземный (4; 3.3%) — *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Suaeda heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge и др.

8б. Казахстанско-туранско-центральноазиатский (4; 3.3%). Виды этой группы встречаются в Заволжско-Казахстанской провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти и во всей Центральноазиатской подобласти Евразиатской степной области, в Северотуранской и Южнотуранской провинциях СГпо и Центральноазиатской подобласти СГпо. К ним относятся *Halogeton glomeratus* (Bieb.) C. A. Mey., *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC. и др.

8в. Казахстанско-северотуранско-центральноазиатский (7; 5.7%). Ареалы этих видов отличаются от ареалов предыдущей группы тем, что они не охватывают Южнотуранской провинции СГпо. Представителями являются *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq., *Nitraria sibirica* Pall., *Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge (встречается также в Центральной Якутии) и др.

9. Ирано-туранский (14; 11.4%). Геоэлемент объединяет виды, распространенные на территории Ирано-Туранской подобласти СГпо и проникающие в пределы Евразиатской степной области. Он подразделяется на субэлементы:

9а. Собственно ирано-туранский (2; 1.6%). Виды произрастают на территории пустынь и изредка встречаются на юге степной области; это — *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch. и *Tamarix hispida* Willd.

9б. Ирано-туранский, заходящий на территорию Евразиатской степной области в пределы ее Причерноморско-Казахстанской и Центрально-азиатской подобластей (3; 2.4%). К нему относятся *T. laxa* Willd., *Lepidium cartilagineum* (J. Mayer) Thell. (*L. crassifolium* (Waldst. et Kit.) Thell.), *Saussurea salsa* (Pall.) Spreng.

9в. Ирано-туранский, проникающий только в Причерноморско-Казахстанскую подобласть Евразиатской степной области и Джунгарскую подпровинцию СГпо (4; 3.3%). Например: *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, *Nitraria schoberi* L. и др.

9г. Ирано-туранский, заходящий в Заволжско-Казахстанскую провинцию Евразиатской степной области и Джунгарскую подпровинцию СГпо (4; 3.3%). Представители — *Camphorosma lessingii* Litv., *Suaeda physophora* Pall. и др.

9д. Ирано-туранский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию СГпо (1; 0.8%). В степную область заходит только на юге. Это — *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch.

10. Казахстанско-туранский (10; 8.1%). Виды распространены в пределах степной территории Казахстана, а также в Северотуранской и Южнотуранской провинциях СГпо. Выделяются четыре субэлемента:

10а. Собственно казахстанско-туранский (1; 0.8%). В него входит *Saussurea turgaiensis* B. Fedtsch.

10б. Казахстанско-северотуранский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию СГпо (5; 4.1%). Типичными представителями этой группы являются *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth., *Atriplex cana* C. A. Mey., *Limonium coralloides* (Tausch) Lincz. и др.

10в. Казахстанско-северотуранский (4; 3.3%) — *Artemisia pauciflora* Web., *Allium caesium* Schrenk и др.

11. Туранский (11; 8.9%). Виды распространены в пустынях Турана. Его составляют следующие субэлементы:

11а. Туранский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию СГпо и Причерноморско-Казахстанскую подобласть Евразиатской степной области (3; 2.4%), это — *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Crypsis turkestanica* Eig.

11б. Северотуранский (5; 4.1%). Виды этой группы имеют незначительное распространение на степной территории, часть их заходит только на юг степ-

ной области, вблизи ее границы с пустыней — *Kalidium schrenkianum* Bunge, *Halimocnemis sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey. и др.

11в. Северотуранский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию СГпо (3; 2.4%), это — *Climacoptera obtusifolia* (Schrenk) Botsch., *Suaeda linifolia* (Bunge) Pall. и *Petrosimonia glaucescens* (Bunge) Iljin.

12. Северотуранско-паннонско-причерноморско-казахстанский (3; 2.4%). Виды встречаются в западной части Евразиатской степной области (от Венгерской низменности до юго-западного Алтая) и в Северотуранской провинции СГпо, это — *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (заходит в Котловину озер Монголии), *L. caspicum* (Willd.) Gams, *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk.

13. Северотуранско-причерноморско-казахстанский (9; 7.3%). Виды имеют ареалы в пределах Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии и Северотуранской провинции СГпо. Геоэлемент включает следующие субэлементы:

13а. Собственно северотуранско-причерноморско-казахстанский (7; 5.7%). Включает виды *Puccinellia dolicholepis* V. Krecz., *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobr., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. и др.

13б. Северотуранско-восточнопричерноморско-казахстанский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию Гобийской провинции СГпо. В пределах Евразиатской степной области виды распространены на территории, простирающейся от Крымского полуострова, долин Северского Донца и Нижнего Дона до юго-западного Алтая (2; 1.6%), это — *Juncus soranthus* Schrenk и *Salsola tamariscina* Pall.

14. Северотуранско-казахстанский (10; 8.1%). Виды встречаются на территории Заволжско-Казахстанской провинции Евразиатской степной области и Северотуранской провинции СГпо. Выделяются два субэлемента:

14а. Собственно северотуранско-казахстанский (8; 6.5%) — *Puccinellia tenuissima*, *Petrosimonia brachyphylla* (Bunge) Iljin, *P. litwinowii* Korsh. и др.

14б. Северотуранско-казахстанский, проникающий в Джунгарскую подпровинцию СГпо (2; 1.6%). *Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin и *A. schrenkiana* Ledeb. Они встречаются преимущественно в восточной части Заволжско-Казахстанской провинции степной области Евразии и Северотуранской провинции СГпо; последний вид заходит на северо-запад Монголии.

15. Причерноморско-казахстанско-монгольский (1; 0.8%). Ареал видов простирается на Причерноморско-Казахстанскую и Центральноазиатскую подобласти степной области Евразии. Представитель — *Saussurea amara* (L.) DC.

16. Казахстанско-монгольский (3; 2.4%). Виды приурочены к степным территориям Казахстана и Монголии. Выделяются следующие субэлементы:

16а. Собственно казахстанско-монгольский (1; 0.8%) с видом *Juncus salsuginosus* Turcz.

16б. Казахстанско-монгольский, проникающий в Северотуранскую провинцию СГпо (1; 0.8%) с видом *Lepidium amplexicaule* Willd.

16в. Казахстанско-монгольский, проникающий в Северотуранскую провинцию и Джунгарскую подпровинцию СГпо (1; 0.8%) с видом *Leymus angustus* (Trin.) Pilg.

17. Казахстанский (1; 0.8%). Виды связаны со степными территориями Казахстана. Геоэлемент имеет одного представителя — *Thellungiella halophila* (C. A. Mey.) O. E. Schulz.

При анализе приведенных выше данных выявляются следующие закономерности. Подавляющее большинство галофитов — 109 видов (88.6% от общего их числа) — связаны в своем распространении с материком Евразия, большинство из них — 95 (77.2%) — встречается только на территории Древнего Средиземья. Небольшая группа галофильных растений — 14 видов (11.4%) — обитает на нескольких материках нашей планеты, и лишь 2 вида (1.6%) из их числа являются космополитами.

Весь видовой состав галофитного флористического комплекса КМ делится

на две группы. Основная масса (97; 78.9%) приурочена к аридным и субаридным территориям. Эту группу создают такие геоэлементы, как средиземный, ирано-туранский, северотуранско-казахстанский, казахстанский и др. Вторая группа образована видами, встречающимися не только в аридных и субаридных, но и в гумидных регионах (26; 21.1%). Эти виды относятся к палеарктическому, голарктическому, панамерикано-евразиатскому геоэлементам или являются космополитами. Многие галофиты, встречающиеся в гумидных регионах (*Bolboschoenus maritimus*, *Spergularia marina*, *Triglochin maritimum*, *Glaux maritima*, *Eleocharis uniglumis*, *Chenopodium rubrum* L., *Salicornia europaea*), вдоль береговых линий заходят далеко на север, до Скандинавского, Кольского или Канина полуостровов. Некоторые виды этой группы — *Bolboschoenus maritimus*, *Artemisia rupestris*, *Triglochin maritimum*, *Atriplex prostrata*, а иногда и *Glaux maritima*, *Tripolium vulgare* и *Halimione pedunculata* (L.) Aell. — могут встречаться не только на засоленных почвах, но и почвах, лишенных легкорастворимых солей.

Своеобразной чертой флористического комплекса солончаков и солонцов КМ является абсолютное отсутствие на этой древней территории эндемиков-галофитов не только на уровне семейств и родов, но и видов. Слабое развитие эндемизма вообще свойственно всей флоре КМ. Число эндемичных видов составляет немногим более 1.5% от общего количества видов флоры (Карамышева, Рачковская, 1973).

Рассмотрим особенности географического распространения той части галофитного флористического комплекса, которая связана с аридными и субаридными регионами земли, и сравним их с особенностями всей флоры КМ.

В составе галофитного флористического комплекса КМ преобладают виды с ареалами, включающими территорию Ирано-Туранской подобласти СГпо. Ирано-туранский, туранский и казахстанско-туранский геоэлементы насчитывают 35 видов растений (28.5%). Во всей флоре КМ геоэлементы, связанные с Ирано-Туранской подобластью, составляют лишь 10.4% (Карамышева, Рачковская, 1973).

В галофитном флористическом комплексе КМ виды с ирано-туранским ареалом составляют одну из наиболее многочисленных групп. Их число равно 14 (11.4%). Часть этих видов растет в пустынях. В пределы степной области они проникают незначительно, лишь на территории, граничащие с пустынями (*Tamarix hispida*, *Climacoptera lanata*, *Atriplex aucheri* Moq. и др.). Остальные виды по неплакорным местообитаниям заходят севернее. Дальше всех на север проникают встречающиеся на лесостепных пространствах Западной Сибири *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. и *Saussurea salsa*. Большинство видов с подобным ареалом связано с солончаками и солонцами-солончаками, причем они часто играют роль эдификаторов, это — *Halimione verrucifera*, *Camphorosma lessingii*, *Suaeda physophora*, *Limonium suffruticosum*, *Saussurea salsa* и др.

Туранские виды представлены меньшим числом (11; 9.0%). Большинство из них, являясь пустынными, в степную область заходят не севернее полосы опустыненных степей, а часто произрастают лишь вблизи ее границы с пустынями. В создании растительного покрова степной части КМ большой роли они не играют, так как встречаются редко.

Казахстанско-туранский ареал имеют 10 видов (8.1%). Бо́льшая часть их имеет ареалы, ограниченные на юге Северотуранской провинцией СГпо, причем многие из них играют важную ценотическую роль. Так, в КМ и северных пустынях большие площади засоленных почв, преимущественно солонцов, заняты сообществами с доминированием *Artemisia pauciflora*, *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*.

Значительное число видов галофитного флористического комплекса КМ — 15 (12.2%) — имеет ареалы восточносредиземного типа. В пределах Ирано-Туранской подобласти распространение этих видов большей частью ограничено пустынями Средней Азии и Южного Казахстана. Из этой группы ценозообразователями являются *Achnatherum splendens*, *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski и относящиеся к казахстанско-северотуранско-центральноазиатскому субэлементу *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *Suaeda corniculata* и *Kalidium foliatum*.

Во всей флоре КМ наиболее многочисленную группу образуют виды, имеющие ареалы, ограниченные пределами Евразиатской степной области (29.8%) (Карамышева, Рачковская, 1973). Среди них преобладают виды степной ценофлоры. Как показал наш анализ, в составе галофитного ядра флоры КМ практически отсутствуют виды, произрастающие только на территории степной области. Почти все галофиты, имеющие ареалы, расположенные в основном в степной области (к ним относятся казахстанские, причерноморско-казахстанско-монгольские, казахстанско-монгольские, северотуранско-паннонско-причерноморско-казахстанские, северотуранско-причерноморско-казахстанские и северотуранско-казахстанские виды), более или менее глубоко проникают в соседние пустынные регионы — Северотуранскую провинцию или Джунгарскую подпровинцию Гобийской провинции СГпо. Эта группа насчитывает 27 видов (22.0%). Почти все эти виды связаны с солончаками и лугово-солончаковыми почвами, или солончаками и солонцами. И только немногие из них характерны для солонцов и склонов сопок, сложенных засоленными породами.

Большая ценозообразующая роль на пространствах вокруг солончаков, на берегах озер, а за пределами КМ и на побережьях морей принадлежит северотуранско-причерноморско-казахстанским видам — *Puccinellia dolicholepis*, *Juncus soranthus* (встречается и в Джунгарии), северотуранско-казахстанскому виду *Puccinellia tenuissima*. Важными ценозообразователями в КМ на солонцах, солонцеватых почвах, склонах сопок и их шлейфах, сложенных засоленными породами, являются северотуранско-казахстанские виды *Artemisia gracilescens* и *A. schrenkiana*. От лесостепных территорий на севере до пустынных на юге на солонцах и солончаковых почвах часто встречаются ценозы северотуранско-казахстанского вида *Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm., и в строении многих галофитных сообществ принимает участие северотуранско-паннонско-причерноморско-казахстанский вид *Limonium gmelinii*.

Следует отметить интересную закономерность. Галофиты, имеющие ареалы, связанные в основном со степной территорией (за исключением *Saussurea amara*), встречаются, как правило, не на всем протяжении Евразиатской степной области. Аналогичное явление было обнаружено в составе всей флоры КМ. Лишь 10 видов (0.6%) этой флоры встречается во всех перечисленных регионах (Карамышева, Рачковская, 1973).

24.4% видового состава всей флоры КМ имеют ареалы, ограниченные Причерноморско-Казахстанской подобластью Евразиатской степной области (Карамышева, Рачковская, 1973). Большое число видов, произрастающих и в Причерноморской, и в Заволжско-Казахстанской провинциях Причерноморско-Казахстанской подобласти, отражает флористическую общность этой подобласти. Галофитное ядро флоры насчитывает лишь 12 видов (9.8%), связанных с Причерноморской и Заволжско-Казахстанской провинциями Евразиатской степной области. Это северотуранско-паннонско-причерноморско-казахстанские и северотуранско-причерноморско-казахстанские виды.

Как во всей флоре КМ, так и в ее галофитном ядре, в группе видов, имеющих ареалы, в основном ограниченные степной областью, ослаблена связь с Центральноазиатской подобластью этой области. Казахстанско-монгольский тип ареала имеют лишь 3 вида (2.4%). Во всей флоре виды с подобными ареалами составляют также небольшую долю — 4.3%.

Для всей флоры КМ характерно большое число видов с ареалами, расположенными в пределах Заволжско-Казахстанской провинции. Они составляют 18.8% всей флоры (Карамышева, Рачковская, 1973). В противоположность этому галофитное ядро флоры содержит только одного представителя, имеющего ареал, приуроченный к этой провинции, — *Thellungiella halophila*, но и этот вид проникает в пустыни (в Зайсанскую котловину, являющуюся северо-западной частью территории Джунгарской подпровинции СГпо). В КМ этот вид встречается в полосе опустыненных степей и сколько-нибудь существенной роли в сложении растительного покрова не играет.

Северотуранско-казахстанский тип ареала имеют 10 видов (8.1%).

Произрастающие на территории с аридным и субаридным типом климата виды, имеющие обширные ареалы, относятся к африкано-западносредиземному, средиземному и западносредиземному геоэлементам. Почти все они характерны

для солончаков, берегов морей, многие — для лугово-солончаковых почв, а некоторые из них встречаются также на склонах сопок, сложенных известняками, засоленными породами или на солонцах. К этой группе относятся важнейшие ценозообразователи — *Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda prostrata*, *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. s. l., *Camphorosma monspeliaca* и др. Интересно то, что среди растений этой группы лишь 5 видов произрастают на территории всего Древнего Средиземья — Евразиатской степной области, Ирано-Туранской, Центральноазиатской подобластях СГпо и Средиземноморской вечнозеленолесной области — *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Halocnemum strobilaceum*, *Bassia hyssopifolia*, *Hymenolobus procumbens*.

Рассмотрим виды, свойственные как аридным, так и гумидным регионам. Наиболее многочисленны виды с палеарктическим типом ареала (14; 11.4%), меньшее число объединяет голарктический геоэлемент (9; 7.3%), 2 вида (1.6%) являются космополитами и только один (0.8%) панамерикано-евразиатский. Эти виды растут на солончаках, лугово-солончаковых почвах, на берегах озер, а многие из них — и на берегах морей. Некоторые виды встречаются не только в перечисленных местообитаниях, но и на солонцах и луговых солонцах. К обитателям солонцов и луговых солонцов принадлежат виды, относящиеся к евросибирскому субэлементу. Большинство видов рассматриваемой группы является ценозообразователями: космополит *Bolboschoenus maritimus*, голарктические виды *Salicornia europaea*, *Triglochin maritimum*, палеарктические *Eleocharis uniglumis*, *Puccinellia distans* и др.

Таким образом, выявляется, что одинаково активными строителями фитоценозов являются как виды, обитающие только на аридных и субаридных пространствах, так и виды, встречающиеся на аридных и гумидных территориях.

Географический анализ галофитного флористического комплекса степной части КМ с учетом эколого-фитоценотических свойств видов показал, что галофиты, связанные с условиями не только аридного, но и гумидного типов климата (космополиты, голарктические и палеарктические виды), обитают главным образом на солончаках. Распространение видов, приуроченных к солонцам, ограничено, как правило, Евразией.

Итак, мы видим, что галофитный флористический комплекс будучи частью всей флоры КМ при наличии некоторых общих черт с этой флорой в относительной роли ряда географических элементов (крайне ограниченное число видов степного типа ареала, распространенных на протяжении всей Евразиатской степной области, и т. п.) в целом имеет резко отличающуюся географическую структуру. Основные различия заключаются в следующем:

1) Доля видов с ареалами, ограниченными аридными и субаридными территориями, в галофитном флористическом комплексе КМ значительно выше (78.9%), чем во всей флоре КМ, где она составляет только 57.6%.

2) Огромное значение в сложении галофитного флористического комплекса имеют виды с ареалами, включающими территорию Ирано-Туранской подобласти СГпо. Во всей флоре КМ доля участия таких видов резко сокращена, ведущая же роль переходит к видам с ареалами, связанными со степной областью. В галофитном флористическом комплексе число видов со степным типом ареалов без иррадиаций на территорию пустынь крайне ограничено.

Большое число галофитов КМ встречается в Джунгарской подпровинции СГпо. Как известно, вопрос о переходном характере растительности и флоры этой территории от пустынь Турана к пустыням Центральной Азии неоднократно освещался в печати (Попов, 1931; Грубов, 1959, 1963; Юнатов, 1960; Лавренко, 1962, 1965; Лавренко, Никольская, 1963, и др.).

Существует теснейшая связь галофитного флористического комплекса КМ с флорами пустынь Турана. Доказательством этому служат и таксономическая структура этого комплекса, близкая к структуре флор регионов пустынь Турана (Никольская, 1982), и массовое захождение ареалов галофитов КМ на эту территорию.

Многие виды, встречающиеся на засоленных местообитаниях КМ, являются ценозообразователями и на территории пустынь. Так, например, в Северо-

туранской провинции СГпо большие пространства плакоров заняты сообществами *Anabasis salsa* — вида, характерного для солонцов КМ.

В работах М. М. Ильина (1937, 1946) указывалось на очень большую роль в становлении галофитного флористического комплекса всего Древнего Средиземья насыщенных солями пространств, остающихся по мере усыхания древнего моря Тетис и его литоралей. Хорошо известно, что в настоящее время почвы пустынь, не только формирующиеся при наличии близких грунтовых вод, но и автоморфные, зональные, засолены. Постоянная засоленность свойственна не только солончакам, но бурым и серо-бурым почвам пустынных областей (Герасимов, 1956). Это приводит к формированию на территории пустынь Турана флор, имеющих галофильные черты, и растительного покрова, в строении которого даже в плакорных условиях велика роль галофитов. Галофитный флористический комплекс пустынь Турана значительно богаче, чем галофитный комплекс КМ. На территории пустынь появляются не только новые виды, но и роды, отсутствующие в степной области, например роды *Halostachys*, *Halopeplis* и др. Многие галофиты пустынь по засоленным местообитаниям проникают на степную территорию. Одним из подтверждений этого явления служит и характер распределения видов-галофитов по территории КМ, где происходит обеднение флористического состава растительности засоленных почв при движении с юга на север.

Изложенное позволяет предположить, что галофитный флористический комплекс КМ формировался в наиболее тесном контакте с флорой пустынь Турана.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1950). География растений. М.: Гос. уч.-пед. изд-во Мин. просв. РСФСР. — *Білик Г. І.* (1963). Рослинність засолених грунтів України її розвиток, використання та поліпшення. Київ: Вид-во АН УРСР. — *Биокомплексные* исследования в Казахстане. (1969а, б, 1976). Тт. 1—3. Л.: Наука. — *Быстрова В. И.*, *Миняев Н. А.* (1969). Материалы к эколого-географической характеристике галофитов северо-запада европейской части СССР. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР, т. 2. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Вальтер Г.*, *Алехин В.* (1936). Основы ботанической географии. М.; Л.: Биомедгиз. — *Вульф Е. В.* (1941). Понятие «элемент флоры» в ботанической географии. — Изв. ВГО, т. 73, вып. 2. — *Герасимов И. П.* (1956). Аридные и семиаридные области СССР и их географические аналоги. — В кн.: Вопросы географии. Сб. статей для XVIII Междунар. географ. конгресса. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Гроссгейм А. А.* (1936). Анализ флоры Кавказа. — Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, т. 1. — *Грубов В. И.* (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. — Тр. Монг. ком., т. 67. — *Грубов В. И.* (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л.: Наука. — *Грубов В. И.* (1963). Растения Центральной Азии, вып. 1. М.; Л.: Наука. — *Ильин М. М.* (1937). К происхождению флоры пустынь Средней Азии.— Сов. бот., № 6. — *Ильин М. М.* (1946). Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. — В кн.: Матер. по ист. флоры и растит. СССР, т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Карамышева З. В.*, *Рачковская Е. И.* (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука. — *Клеопов Ю. Д.* (1938). Проект класифікації географічних елементів для аналізу флори УРСР. — Журн. Інст. бот., т. 17 (25). — *Лавренко Е. М.* (1940). Злаки.— В кн.: Флора УРСР, т. 2. Київ: Вид-во АН УРСР. — *Лавренко Е. М.* (1942). О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области. (Предварительное сообщение). — Сов. бот., № 1—3. — *Лавренко Е. М.* (1944). Очередные теоретические задачи советской геоботаники. (К построению плана Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на ближайшие годы). — Сов. бот., № 4—5. — *Лавренко Е. М.* (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Комаровские чтения, 15. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Лавренко Е. М.* (1965). О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., т. 50, № 9. — *Лавренко Е. М.* (1967). Изучение растительного покрова и развитие геоботаники. — В кн.: Развитие наук о Земле в СССР. М.: Наука. — *Лавренко Е. М.* (1970а). Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., т. 55, № 5. — *Лавренко Е. М.* (1970б). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., т. 55, № 12. — *Лавренко Е. М.*, *Никольская Н. И.* (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. — Бот. журн., т. 48, № 12. — *Маевский П. Ф.* (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, 9-е изд. Л.: Колос. — *Мешков А. Р.* (1953). Очерк истории флоры и растительности Черноземного центра. — Изв. Воронеж. гос. пед. ин-та, т. 13, № 1. — *Мусаев И. Ф.* (1969). Карты ареалов эдификаторных растений Турана. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР, т. 2. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Никольская Н. И.* (1972). Виды рода *Kalidium* Moq., их распространение и роль в растительных сообществах. — Бот. журн., т. 57, № 3. — *Никольская Н. И.* (1975). Ботанико-географический анализ растительности солонча-

ков и солонцов на примере Казахского мелкосопочника. — Автореф. канд. дис. Л.— *Никольская Н. И.* (1982). Особенности видового состава галофитного флористического комплекса степной части Казахского мелкосопочника. — Бот. журн., т. 67, № 9. — *Попов М. Г.* (1931). Между Монголией и Ираном. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., т. 26, № 3. — *Природное* районирование Северного Казахстана. (1960). М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Растения* Центральной Азии. (1963—1971). Вып. 1—6. М.; Л.: Наука. — *Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* (1964). Флора Крыма и ее географические связи. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, т. 37. — *Таганов Р. П.* (1969). Ареалы некоторых характерных эфемеров, эфемероидов и других травянистых растений Турана. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР, т. 2. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Толмачев А. И.* (1962). Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Труды* Бот. инст. АН СССР. (1961). Сер. 3, Геоботаника, вып. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Флора* Западной Сибири. (1927—1949). Тт. 1—11. Томск. — *Флора* Казахстана. (1956—1966). Тт. 1—19. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. — *Флора* СССР. (1934—1964). Тт. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Юнатов А. А.* (1960). О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцзян-Уйгурского автономного района. — В кн.: Природные условия Синьцзяна. М.: Изд-во АН СССР. — *Юрцев Б. А.* (1965). Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаяга (Верхояно-Колымская горная страна). — Автореф. докт. дис. Л. — *Hultén E.* (1962). The circumpolar plants, vol. 1. Stokcholm. — *Meusel H.* (1943). Vergleichende Arealkunde, Bd 1—2. Berlin. — *Meusel H.* (gemeinsam mit E. Jäger und E. Weinert). (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 5 V 1982.

SUMMARY

Halophytic floristic complex, connected with solonchaks and solonetzes from the steppe part of the Kazakhstanian hillocky plain, includes 123 species. On the basis of investigation of its geographical structure it has been established that the majority of species (88.6%) grow in Eurasia only, chiefly inhabiting the territories of the Ancient Sredizemye (77.2%). Cosmopolitan plants amount to 1.6%. Endemic plants are absent. The number of species with the steppe type of an area is not great. Halophytes growing in the deserts of Turan are dominant. Many species penetrate into the deserts of Jungariya. Halophytic floristic complex was formed in close contact with the flora of Turan deserts.

УДК 581.13 (252.33)(575.4)

В. Л. Вознесенский, Н. А. Ледяйкина, А. А. Ахмедов

УГЛЕКИСЛОТНЫЙ ГАЗООБМЕН ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

V. L. VOZNESENSKY, N. A. LEDYAIKINA, A. A. AHMEDOV

CO_2 EXCHANGE IN DESERT PLANTS OF SOUTH-EASTERN KARAKUMS

Исследовали составляющие углекислотного газообмена у пустынных растений с различным типом метаболизма в условиях разнообразного сочетания факторов внешней среды: концентрации кислорода (2, 21, 50%), температуры (20, 30, 40°) и света (полного солнечного и ослабленного). Одной из основных задач было определение величины выделения CO_2 из ассимилирующих органов на свету различными методами. У C_3-растений при естественной концентрации кислорода, температуре 30° на полном солнечном свету интенсивность наблюдаемого фотосинтеза снижена до 70%, при этом ингибирование механизма фотосинтеза составляет 20, а фотодыхание — 10—20%. С ростом температуры и ослаблением света увеличивается ингибирующее действие O_2. У растений с признаками САМ и C_4-видов выделение CO_2 на свету не наблюдается, однако при высокой температуре и ослабленном свете у видов с признаками САМ отмечается снижение фотосинтеза на 15% за счет ингибирования механизма фотосинтеза и выделения CO_2 в процессе темнового дыхания.

Одним из подходов к анализу процессов адаптации растений к суровым условиям существования в жаркой песчаной пустыне является изучение их углекислотного газообмена и его реакции на изменение факторов внешней среды. Углекислотный газообмен растений как интегральное понятие включает в себя поглощение из атмосферы углекислого газа и обратный процесс его выделения. Существенное влияние на углеродный баланс растения оказывают такие явления, как реассимиляция и эффект Варбурга. Поглощение углекислоты растением происходит в процессе фотосинтеза, и только очень небольшая доля углерода (максимально до 3—5% от интенсивности фотосинтеза) может поступать в растение при темновом поглощении CO_2 всей его массой, в том числе и корневой системой (Вознесенский, 1958). Выделяется же CO_2 из растения в процессе темнового дыхания, а из ассимилирующих органов — еще в результате фотодыхания.

Исследование газообмена осложняется тем, что часть (но точно неизвестно, какая) выделяющейся CO_2 реассимилируют фотосинтезирующие клетки. Кроме того, как известно, кислород, имеющийся в воздухе, оказывает на ассимиляцию C_3-растений ингибирующее действие. С одной стороны, кислород снижает интенсивность поглощения CO_2 (эффект Варбурга 1-го рода) за счет увеличения оксигеназной активности РДФ-карбоксилазы и влияния O_2 на электрон-транспортную цепь. С другой стороны, кислород активирует гликолатный цикл и тем самым усиливает фотодыхание (эффект Варбурга 2-го рода).

В настоящее время более или менее ясна общая картина газообмена растения и ассимилирующих органов, слагающаяся из отдельных компонент. Однако относительно количественного соотношения составляющих углекислотного газообмена, их зависимости от экологических факторов, вида, жизненной формы и типа метаболизма растений еще нет установившихся мнений. В связи с этим в лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на протяжении последних 5 лет было проведено исследование составляющих углекислотного газообмена пустынных растений Юго-Восточных

Каракумов в районе Репетекского заповедника. Одна из основных задач предпринятых работ заключалась в оценке количества выделяющейся CO_2 из ассимилирующих органов различных растений.

Материал и методика

В целях получения надежных результатов мы использовали несколько методических подходов. Скорость выделения CO_2 определяли по разности истинного и наблюдаемого фотосинтеза. Интенсивность истинного фотосинтеза измеряли радиометрическим методом при экспозиции 15—30 с, интенсивность наблюдаемого фотосинтеза — радиометрическим методом при экспозиции 7—10 мин (в табл. 3 метод $^{14}CO_2$), а также с помощью газоанализатора в токе воздуха (метод $^{14}CO_2$ — ГА). Кроме того, были проведены измерения интенсивности фотосинтеза при различном содержании O_2: в открытой системе (метод 2—21%) (Вознесенский, Ахмедов, 1980) и в замкнутой — по методу О. Д. Быкова (1962, 1969). В основу последнего метода положено математическое описание углекислотного газообмена растений, которое позволяет определить параметры этого процесса: константы K_1 — скорости истинного фотосинтеза и K_2 — скорости фактического дыхания на свету. Величины эффекта Варбурга 1-го и 2-го родов (W_1 и W_2) рассчитывали по экспериментально полученным зависимостям K_1 и K_2 от концентрации кислорода. Величину выделения CO_2 на свету за счет темнового дыхания K_2 определяли путем экстраполяции значений K_2^0 к нулевой концентрации кислорода, когда, как принято считать, отсутствует процесс фотодыхания. В проводимых опытах определяли также интенсивность темнового дыхания (R).

Измерение параметров K_1 и K_2 при различных сочетаниях концентраций кислорода (2, 21, 50%), температуры (20, 30, 40°) и света — полного солнечного и ослабленного в 2—4 раза позволяет получить широкую информацию о составляющих CO_2-газообмена. Кроме того, о выделении CO_2 на свету судили по величине УКП при различных температурах и интенсивностях света (Вознесенский, 1983). В течение нескольких вегетационных сезонов было проведено 6 циклов экспериментов с применением описанных выше методов. Полученные величины, характеризующие процесс газообмена, вычисляли в абсолютных значениях (мг CO_2 на 1 г сырой массы в час), а затем выражали в процентах от интенсивности истинного фотосинтеза при 21% O_2 ($\Phi_{ист}$) или в зависимости от задачи от истинного фотосинтеза при концентрации O_2, близкой к нулю ($\Phi^0_{ист}$).

Объектами исследования служили в основном длительновегетирующие пустынные растения-эдификаторы с различным типом первичного метаболизма ассимилированного углерода. В большинстве опытов газообмен изучали на 13—16 видах, относящихся к C_3-, C_4- и с признаками САМ растениям. После того как из результатов исследования стало ясно, что все изученные внутри каждой из этих групп растения имеют сходные показатели всех компонент углекислотного газообмена и их изменения под влиянием внешних условий идентичны, мы выбрали по одному представительному виду в каждой из этих групп растений и только с ним проводили дальнейшие эксперименты: из группы C_3-растений исследовали *Smirnowia turkestana*, из C_4-растений — *Aristida karelinii* и из растений с признаками САМ — *Haloxylon aphyllum.*

Результаты и обсуждение

Полученные результаты показали, что наиболее простую картину газообмена имеют растения с признаками САМ и C_4-виды (табл. 1, 2; рис. 1). У типичного представителя группы растений с признаками САМ — *Haloxylon aphyllum* (в нее вошли также *H. persicum*, *Salsola richteri*, *Horaninovia ulicina*, *Calligonum caput-medusae*) — в условиях высокой солнечной освещенности в зоне оптимальных температур (25—30°) не наблюдается заметного влияния O_2 на газообмен, и только при 50%-ной концентрации O_2 фотосинтез подавляется на 7—9% от величины $\Phi^0_{ист}$. Существенное выделение CO_2 ассимилирующими органами не происходит, что было обнаружено и ранее (Ахмедов, 1980; Вознесенский, Ах-

медов, 1980). Это было также показано в исследованиях выделения $^{14}CO_2$ на свету и в темноте (Глаголева и др., 1972). По-видимому, углекислота, образующаяся при дыхании в ассимилирующих органах, перехватывается на фотосинтез хлорофиллоносными клетками, расположенными в поверхностных слоях цилиндрических органов. Однако при уменьшении освещенности выделение CO_2 возрастает (рис. 2) в основном за счет темнового дыхания. При увеличении температуры до 40° снижение фотосинтеза под действием кислорода обусловливается в основном ингибированием механизма фотосинтеза, которое увеличивается до 24%. При этом фотодыхание не превышает 3%, а на долю темнового дыхания приходится 5% $Ф^0_{ист}$.

ТАБЛИЦА 1

Углекислотный газообмен ассимилирующих органов пустынных растений при температуре 25—30° и интенсивности света 1.3 кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$ (Весна 1980 г.)

Тип метаболизма	Вид	$Ф_{ист}$	K_2	R	УКП, мг CO_2 · л$^{-1}$	$K_2/Ф_{ист}$	$K_2/Ф_н$	K_2/R
		мг CO_2 · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$				проценты		
C_3	*Smirnowia turkestana* Bunge	12	2.2	3.3	0.11	18	22	67
	Astragalus paucijugus C. A. Mey.	7.2	1.8	2.0	0.15	25	33	90
	Ammodendron conollyi Bunge	4.8	1.3	1.0	0.17	27	37	130
	Heliotropium argusioides Kar. et Kir.	9.0	2.3	1.6	0.15	23	34	140
	Convolvulus korolkowii Regel et Schmalh.	3.3	1.0	1.3	0.19	30	43	77
	Tamarix ramosissima Ledeb.	9.0	1.8	1.2	0.12	20	25	150
	Populus pruinosa Schrenk	6.8	1.6	0.8	0.14	24	31	200
	Ephedra strobilacea Bunge	1.6	0.7	1.7	0.26	44	78	40
С признаками САМ	*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin	2.4	0.03	1.5	0.008	1.2	1.2	2
	H. persicum Bunge	2.1	0.07	1.9	0.02	3.0	3.0	4
	Salsola richteri (Moq.) Kar. ex Litv.	4.5	0.05	2.0	0.07	1.0	1.0	3
	Horaninovia ulicina Fisch. et Mey.	5.4	0.09	1.6	0.01	2.0	2.0	5
	Calligonum caput-medusae Schrenk	2.2	0.1	1.7	0.03	5.0	5.0	6
C_4	*Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev.*	19	0.03	3.1	0.0009	0.15	0.15	1

* В работах последних лет этот вид именуется *Stipagrostis karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel.

У *Aristida karelinii* — представителя C_4-растений — в условиях наших экспериментов выделение CO_2 на свету минимально (рис. 1, 2). Наличие системы, концентрирующей CO_2, обеспечивает подавление оксигеназной функции РДФ-карбоксилазы (Hatch, 1971; Chollet, Ogren, 1972a, b). Однако в некоторых работах было показано, что при концентрациях O_2, превышающих атмосферную, у C_4-растений появляются признаки фотодыхания (Poskuta, 1969; Гришина и др., 1975). В условиях наших экспериментов реакция фотосинтеза на O_2 у *A. karelinii* обнаруживалась только при неблагоприятной погоде — резком снижении температуры воздуха и ослаблении света (Ледяйкина, Вознесенский, 1982). При благоприятных условиях увеличение концентрации кислорода не вызывало значительного выделения CO_2 на свету у этого растения. При снижении температуры скорость фотосинтеза несколько увеличивается. Небольшое выделение CO_2 на свету, происходящее за счет темнового дыхания, не превышает 1% и остается минимальным даже при значительном ослаблении света, когда интенсивность фотосинтеза уменьшается в несколько раз. Эти данные также свидетельствуют, что оксигеназная функция РДФ-карбоксилазы у C_4-растений почти не проявляется и скорость образования гликолата у них неве-

ТАБЛИЦА 2

Влияние кислорода и температуры на газообмен *Smirnowia turkestana* (C_3-вид) и *Haloxylon aphyllum* (с признаками САМ)
(Интенсивность света 1.3 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$. Весна 1981 г.)

Тип метаболизма	Температура, °C	$\Phi^0_{ист}$ мг CO_2 × × г$^{-1}$·ч$^{-1}$	R	K^0_2	Концентрация O_2, %	K_2	W_1	W_2	УКП, мг CO_2·л$^{-1}$
			проценты от $\Phi^0_{ист}$			проценты от $\Phi^0_{ист}$			
C_3	20	9.3	14	3	2	3	2	0.5	0.017
					21	8	19	5	0.055
					50	16	45	13	0.14
	30	5.1	49	14	2	15	2	1	0.11
					21	22	19	8	0.15
					50	31	45	17	0.33
	40	3.4	150	28	2	29	2	1	0.19
					21	42	24	14	0.28
					50	62	59	32	0.84
С признаками САМ	20	4.3	3	1	2	1	0	0	0.0055
					21	1	3	0	0.0055
					50	1	9	0	0.0055
	30	4.1	46	1.5	2	1.5	0	0	0.01
					21	1.5	3	0	0.01
					50	2	7	0.5	0.014
	40	2.8	140	5	2	5	0	0	0.04
					21	6	10	1	0.04
					50	8	24	3	0.06

лика. Ввиду того что выделение CO_2 на свету незначительно, величина УКП приближается к нулевым значениям (Вознесенский, 1983) и равна 0.002—0.005 мг CO_2·л$^{-1}$.

Пустынные растения C_3-типа имеют наиболее сложную организацию CO_2-газообмена (табл. 1, 2; рис. 1), параметры которого изменяются в довольно широких пределах. Самая большая относительная величина выделения CO_2 ассимилирующими органами на свету обнаружена у *Ephedra strobilacea* (44%), а наименьшая — у *Smirnowia turkestana* (18%). Уровень УКП у растений этой группы довольно высок — 0.11—0.15 мг CO_2·л$^{-1}$. Параметры газообмена C_3-растений приведены в табл. 3, где данные выражены в относительных величинах. Как следует из таблицы, скорость выделения CO_2 при полном солнечном освещении и температуре 25—30° составляет в среднем 27%. Однако при сравнении интенсивности фотосинтеза при концентрациях O_2 2 и 21% наблюдаемая интенсивность в этих условиях фотосинтеза оказывается уменьшенной на 40%. Объясняется это тем, что при измерении газообмена в открытой системе полученная величина снижения фотосинтеза соответствует полному эффекту Варбурга (W_1+W_2), включая в себя величину уменьшения фотосинтеза как за счет фотодыхания W_2, так и подавления механизма фотосинтеза W_1. При измерениях другими методами на измеряемые величины наблюдаемого фотосинтеза влияют фотодыхание W_2 и не реассимилированная CO_2, освобождающаяся в процессе темнового дыхания K^0_2.

Исходя из описанного факта и возможностей метода замкнутых систем (Быков, Сахаров, 1980), мы в дальнейших экспериментах оценивали действие кислорода отдельно на механизм фотосинтеза W_1 и фотодыхание W_2. По полученным данным ингибирующее действие кислорода на механизм фотосинтеза при естественных условиях составляет 16—26% (W_1 в табл. 3). Результаты, полученные первыми тремя методами, показывают, что в выделении CO_2 на сильном свету фотодыханию принадлежит основная доля (примерно $^2/_3$), по отношению же к величине истинного фотосинтеза фотодыхание составляет 22% (W_2 в табл. 3). При измерении фотодыхания в замкнутой системе величина его получается равной или несколько ниже доли темнового дыхания на свету и достигает лишь 11% $\Phi_{ист}$. Причина расхождения данных заключается в том, что скорость тем-

Рис. 1. Зависимость относительных величин составляющих углекислотного газообмена у C_3-вида *Smirnowia turkestana* (*А*), у вида с признаками САМ *Haloxylon aphyllum* (*Б*) и C_4-вида *Aristida karelinii* (*В*) от концентрации кислорода при разной температуре.

Интенсивность света 1.3 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$. Весна 1981 г. *На оси абсцисс* — концентрация кислорода (%), *на оси ординат* — величины составляющих газообмена (%), $\Phi^0_{ист}$ — истинный фотосинтез при внешней концентрации O_2, близкой к нулю; $\Phi_{ист}$ — интенсивность истинного фотосинтеза; $\Phi_н$ — интенсивность наблюдаемого фотосинтеза; K^0_2 — выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания; W_1 — подавление кислородом механизма фотосинтеза (эффект Варбурга 1-го рода); W_2 — фотодыхание (эффект Варбурга 2-го рода).

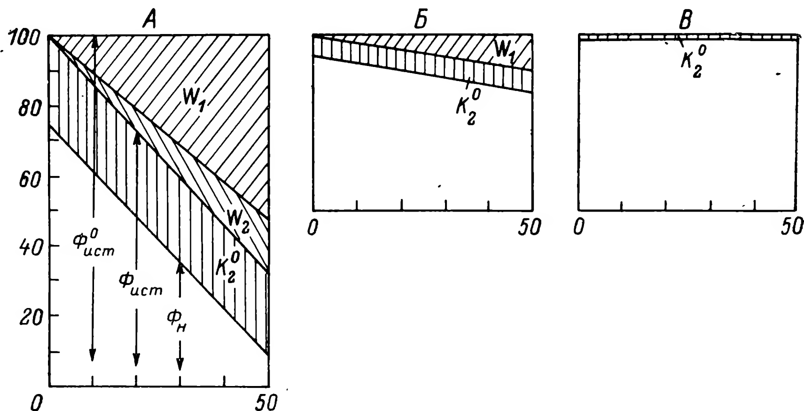


Рис. 2. Относительные величины составляющих углекислотного газообмена у C_3-вида *Smirnowia turkestana* (*А*), у вида с признаками САМ *Haloxylon aphyllum* (*Б*) и C_4-вида *Aristida karelinii* (*В*) при интенсивности света 0.3—0.6 кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$ при $T=30°$.

Весна 1981 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

ТАБЛИЦА 3

Углекислотный газообмен C_3-растений, определенный различными методами при 21% O_2 на сильном (1.3 кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$) и слабом (0.3—0.6 кал · см$^{-2}$ · мин$^{-1}$) свету при температуре 25—30°
(Величины составляющих приведены в процентах от $Ф_{ист}$, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$)

Методы	Свет	$Ф_{ист}$	$Ф_н$	K_2	K_2^0	W_1	W_2	R	K_2/R	Литературный источник
$^{14}CO_2$	Сильный	5.0	68	32	8	16	24	16	200	Ахмедов, 1980
	Слабый	1.9	62	38	19	37	19	37	240	
$^{14}CO_2$ — ГА	Сильный	5.3	72	28	8	20	20	16	180	Ахмедов, Вознесенский, 1980
	Слабый	2.1	55	45	17	31	28	33	280	
2—21%	Сильный	5.7	60	30	8	18	22	16	250	Вознесенский, Ахмедов, 1980
	Слабый	1.3	43	40	18	34	22	36	90	
Замкнутая система	Сильный	5.0	77	23	—	—	—	34	70	Вознесенский и др., 1981
		6.7	75	24	13	26	11	50	48	Ледяйкина, Вознесенский, 1982
	Слабый	3.0	60	40	34	30	7	93	230	Настоящее сообщение

нового дыхания растений (учитываемая при расчете величин фотодыхания) в сериях этих экспериментов была различна. Кроме того, в первых 3 методах долю фотодыхания определяли исключительно путем расчетов, исходя из литературных данных о реассимиляции, которую принимали равной 50% интенсивности темнового дыхания (Nishida, 1962; Samish et al., 1972; Пярник и др., 1977). Позже в экспериментах, проведенных в замкнутой системе, мы имели возможность оценить величину K_2^0 — выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания. Если придерживаться той точки зрения, что интенсивность темнового дыхания на свету и в темноте может быть одинакова (Заленский и др., 1980), то на свету за счет темнового дыхания выделяется около 25% CO_2, освобождающейся в темноте, т. е. реассимилируется 75, а не 50%, как мы принимали ранее. К тому же величина фотодыхания, полученная в замкнутой системе и равная 11%, составляет примерно $^1/_3$ общего ингибирования фотосинтеза кислородом, а $^2/_3$ приходится на подавление механизма фотосинтеза. Эти соотношения хорошо согласуются с данными, которые приводятся в литературе (Степанова, Шумилова, 1980; Chollet, Orgen, 1975).

При исследовании физиологии растений жарких пустынь специальный интерес представляет выяснение их адаптационных способностей к условиям внешней среды. Известно, что скорости фотосинтеза и выделения CO_2 на свету (в частности, за счет фотодыхания) по-разному изменяются с повышением температуры, о чем свидетельствует возрастание величины УКП при высоких температурах и ослаблении света (Вознесенский, 1966; Bjorkman et al., 1968; Jolliffe, Tregunna, 1968, 1973). Из анализа величин, составляющих CO_2-газообмен на фоне различных сочетаний температуры, интенсивности света и концентрации кислорода, следует, что эти факторы оказывают наибольшее влияние на газообмен изученного нами C_3-вида *Smirnowia turkestana*. При высокой температуре (40°) происходит значительное увеличение ингибирующего действия O_2 на механизм фотосинтеза (эффект Варбурга 1-го рода). Кроме того, даже при концентрации кислорода, близкой к нулю, величина истинного фотосинтеза снижается на 35—45% при повышении температуры на каждые 10° — от 20 до 40° (табл. 2). Таким образом, с ростом температуры происходят как инактивация самого фотосинтеза (Вознесенский и др., 1981), так и возрастание эффекта Варбурга 1-го рода. Если при оптимальной температуре (20—30°) он составляет 45% $Ф^0_{ист}$ при концентрации O_2 во внешней среде 50%, то при температуре 40° его величина достигает уже 60% (рис. 1). По-видимому, это связано с изменением кинетических свойств РДФ-карбоксилазы. Как известно, при высокой температуре сродство этого фермента к CO_2 уменьшается, тогда как к кислороду оно почти не изменяется (Laing et al., 1974). По нашим данным, как уже отмечено, величина эффекта Варбурга 1-го рода в области исследованных температур в 2—3 раза выше эффекта Варбурга 2-го рода (фото-

дыхания). Относительная величина фотодыхания с увеличением температуры возрастает, а абсолютная почти не изменяется (рис. 1). Однако необходимо учитывать, что при этом скорость истинного фотосинтеза падает. Если принять $\Phi^0_{ист}$ при 20° за 100%, то при 30° она составляет лишь 55, а при 40° — 37%.

Фотодыхание C_3-растений не насыщается при 21% O_2 (рис. 1), хотя, по мнению А. Х. Лайска (1977), скорость фотодыхания при увеличении содержания O_2 должна оставаться постоянной. Относительная величина компоненты темнового дыхания K^0_2 в общем выделении CO_2 из ассимилирующего листа растения на свету ($K_2 = K^0_2 + W_2$) резко возрастает с увеличением температуры от 20 до 30° (в 1.7 раза), но остается почти постоянной при дальнейшем подъеме температуры от 30 до 40° (табл. 2). Поскольку фотодыхание по абсолютной величине не изменяется в области исследованных температур, а растет только доля темнового дыхания на свету, то выделение CO_2 на свету и темновое дыхание по температурной зависимости несколько различаются. Однако вызывает некоторое сомнение, остается ли доля темнового дыхания на свету постоянной при различных концентрациях O_2 при каждой температуре, хотя это постоянство заложено в теоретических построениях математического описания экспериментов. К сожалению, опытную проверку значений K^0_2 не предпринимали. Дело в том, что сам процесс темнового дыхания постоянен в области концентраций O_2 выше 2—3%, но на фактическое выделение CO_2 из листа влияет реассимиляция, величина которой пропорциональна интенсивности фотосинтеза. Фотосинтез же с повышением концентрации O_2 падает, при этом должны уменьшиться реассимиляция и возрасти выделение CO_2 за счет темнового дыхания. Так как наблюдаемая интенсивность фотосинтеза нами точно регистрируется, можно предположить, что с повышением концентрации O_2 происходит некоторое увеличение выделения CO_2 за счет темнового дыхания, но при этом на такую же величину должна уменьшиться вычисленная нами скорость фотодыхания.

Интересно сопоставить данные по выделению CO_2 на свету с величиной темнового дыхания у C_3-растений. Литературные данные по соотношению этих величин весьма различны. По данным I. Zelitch (1971), фотодыхание превышает в 3—5 раз темновое дыхание, по другим данным оно составляет от 75 до 190% (Hew et al., 1969) или от 98 до 116% (Masarovičová, 1980) интенсивности темнового дыхания. По результатам, полученным на пшенице О. Д. Быковым и Б. В. Сахаровым (1980), при 20° на свету выделяется 65—100% CO_2, освобождающейся в процессе темнового дыхания. Наши данные, приведенные в табл. 1—3, показывают, что это соотношение варьирует от 40 до 250%. По-видимому, одной из причин такого различия результатов является то, что темновое дыхание очень сильно изменяется в течение вегетации. Например, у *Smirnowia turkestana* оно изменяется от 0.7 до 3.4 мг CO_2 на 1 г сырой массы в час, и соответственно K_2/R составляет около 70% весной и до 140% осенью. Все эти данные, так же как полученные ранее (Быков, 1969) для других C_3-растений, указывают на то, что выделение углекислоты C_3-растениями на свету не обязательно сопряжено со значительно большими потерями углерода по сравнению с таковыми в темноте.

Величины составляющих углекислотного газообмена на слабом свету представлены на рис. 2 и в табл. 3. При ослаблении освещенности интенсивность фотосинтеза сопоставима со скоростью дыхания. В этих условиях из-за ослабления фотосинтеза и реассимиляции выделение за счет темнового дыхания составляет существенную часть общего количества выделяющейся CO_2. В среднем у C_3-растений на слабом свету на его долю приходится около 40%. Вклад фотодыхания, измеренного первыми тремя методами, составляет около 20%, т. е. относительная его величина такая же, как на сильном свету. При других методических подходах она получилась раза в 3 меньше. При ослаблении освещенности действие кислорода на механизм фотосинтеза возрастает, снижая ассимиляцию CO_2 примерно на $^1/_3$, в выделении CO_2 на свету увеличивается доля темнового дыхания, а фотодыхание, возможно, несколько снижается.

В заключение можно сформулировать следующие выводы. Для пустынных растений с C_3-типом первичного метаболизма (*Smirnowia turkestana* и др.) в естественных условиях характерно выделение из ассимилирующих органов значи-

тельного количества CO_2. При естественной концентрации O_2, полном солнечном освещении и температуре 30° величина наблюдаемого фотосинтеза составляет около 70% интенсивности истинного фотосинтеза, при этом на долю ингибирования механизма фотосинтеза приходится 20, фотодыхания — 10—20, темнового дыхания на свету — 8—13%. При ослаблении света в 2—5 раз выделение CO_2 возрастает до 40% $Ф^0_{ист}$. С ростом температуры усиливается ингибирующее действие O_2 на фотосинтез как за счет увеличения относительной скорости фотодыхания, так и подавления механизма фотосинтеза. Из генерируемой в процессе дыхания CO_2 около 75% реассимилируется на свету.

У растений с признаками CAM (*Haloxylon aphyllum* и др.) в естественных условиях обитания не обнаружено выделения CO_2 из ассимилирующих органов на сильном свету, а на слабом наблюдается незначительное выделение в основном за счет темнового дыхания. При высокой температуре (40°) увеличивается ингибирование механизма фотосинтеза кислородом, а также возрастает выделение CO_2 за счет темнового дыхания.

У типичного представителя C_4-растений (*Aristida karelinii*) не обнаружено выделения CO_2 ни на сильном, ни на слабом свету и оно не появляется при увеличении концентрации O_2 и повышении температуры.

ЛИТЕРАТУРА

Ахмедов А. А. (1980). Исследование составляющих углекислотного газообмена ассимилирующих органов пустынных растений. — Автореф. канд. дис. Л. — *Ахмедов А. А., Вознесенский В. Л.* (1980). Определение скорости выделения CO_2 на свету пустынными растениями по величине истинного и наблюдаемого фотосинтеза. — Деп. в ВИНИТИ 12 VIII 1980 № 3572-80 Деп. — *Быков О. Д.* (1962). К анализу кинетики газообмена растений на свету (экспериментальная часть). — Физиол. раст., т. 9, № 4. — *Быков О. Д.* (1969). Об интенсивности дыхательного газообмена при фотосинтезе. — Бюл. ВИР, т. 14. — *Быков О. Д., Сахаров Б. В.* (1980). Фотосинтетический CO_2-газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга. — Физиол. раст., т. 27, № 6. — *Вознесенский В. Л.* (1958). Поглощение CO_2 корневой системой растений. — Физиол. раст., т. 5, № 4. — *Вознесенский В. Л.* (1966). К вопросу о газообмене растений. — Физиол. раст., т. 13, № 2. — *Вознесенский В. Л.* (1983). Об углекислотном компенсационном пункте пустынных растений. — Пробл. осв. пустынь, N 2. — *Вознесенский В. Л., Ахмедов А. А.* (1980). Зависимость интенсивности фотосинтеза пустынных растений от концентрации кислорода. — Пробл. осв. пустынь, N 1. — *Вознесенский В. Л., Кремлев С. М., Юдина О. С.* (1981). Характеристика углекислотного газообмена растений Каракумов. — Физиол. раст., т. 28, № 2. — *Глаголева Т. А., Рейнус Р. М., Гедемов Т. Г., Мокроносов А. Т., Заленский О. В.* (1972). Выделение углекислоты на свету и проблема фотодыхания пустынных растений. — Бот. журн., т. 57, № 9. — *Гришина Г. С., Малишевский С., Франкевич А., Поскута Ю., Воскресенская Н. П.* (1975). Сравнительное действие красного и синего света на метаболизацию ^{14}C у кукурузы при разных концентрациях кислорода. — Физиол. раст., т. 22, № 1. — *Заленский О. В., Зубкова Е. К., Мамушина Н. С., Филиппова Л. А.* (1980). К вопросу о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. I. Исследования гликолиза и цикла Кребса на свету и в темноте в клетках хлореллы. — Бот. журн., т. 65, № 9. — *Лайск А. Х.* (1977). Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений. М.: Наука. — *Ледяйкина Н. А., Вознесенский В. Л.* (1982). Влияние кислорода на углекислотный газообмен пустынных растений. — Физиол. раст., т. 29, № 6. — *Пярник Т., Кээрберг О., Вийль Ю.* (1977). Радиоизотопный метод определения фотодыхания растений. Таллин: Изд-во АН ЭССР. Препринт Э-1. — *Степанова А. М., Шумилова А. А.* (1980). Фотодыхание (эволюционный и физиологический аспекты). — Бот. журн., т. 65, № 9. — *Björkman O., Hiesey W., Nobs M., Nicholson F., Hart R. W.* (1968). Effect of oxygen concentration on dry matter production in higher plants. — Cornegie Inst., Year Book 66. — *Chollet R., Ogren W. L.* (1972a). Oxygen inhibits maize bundle sheats photosynthesis. — Biochem. Biophys. Res. Comm., vol. 46, № 6. — *Chollet R., Ogren W. L.* (1972b). The Warburg effect in maize bundle sheath photosynthesis. — Biochem. Biophys. Res. Comm., vol. 48, № 3. — *Chollet R., Ogren W. L.* (1975). Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. — Bot. Rev., vol. 41. — *Hatch M. D.* (1971). The C_4-pathway of photosynthesis. — Bioch. J., vol. 125, № 2. — *Hew C.-S., Krotkov G., Canvin D. T.* (1969). Effects of temperature on photosynthesis and CO_2 evolution in light and darkness by green leaves. — Plant Physiol., vol. 44, № 5. — *Jolliffe P. A., Tregunna E. B.* (1968). Effect of temperature, CO_2 concentration, and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. — Plant Physiol., vol. 43, № 7. — *Jolliffe P. A., Tregunna E. B.* (1973). Environmental regulation of the oxygen effect on apparent photosynthesis in wheat. — Canad. J. Bot., vol. 51, № 8. — *Laing W. A., Ogren W. L., Hageman R. H.* (1974). Regulation of soybean net photosynthetic CO_2 fixation of by the interaction of CO_2, O_2 and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. — Plant Physiol., vol. 54, № 5. — *Masarovičová E.* (1980). Photosynthesis, photorespiration and mitochondrial respiration of *Fagus silvatica* L. seedlings: effects of temperature and oxygen concentration. — Photosynthetica, vol. 14, № 3. — *Nishida K.* (1962). Studies on the reassimilation of respiratory CO_2 in illuminated leaves. — Plant Cell Physiol., vol. 3, № 2. — *Poskuta J.* (1969). Photo-

synthesis, respiration and post-illumination fixation of CO_2 by corn leaves as influenced by light and O_2 concentration. — Physiol. Plant., vol. 22, № 1. — *Samish Y. B.*, *Pallas J. E.*, *Jr.*, *Dornhoff G. M.*, *Shibles R. M.* (1972). A re-evolution of soybean leaf photorespiration. — Plant Physiol., vol. 50, № 1. — *Zelitch I.* (1971). Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. N. Y.: Acad. Press.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 V 1982.

SUMMARY

The components of CO_2 exchange have been studied in desert plants with different type of metabolism under conditions of various combinations of environmental factors: O_2 concentrations (2, 21, 50%), temperature (20, 30, 40°) and light (full and reduced sunlight). One of the main objectives was to assess the amount of CO_2 output from assimilating organs in the light by application of various techniques. Natural O_2 concentration, full sunlight and the temperature of 30° decrease the amount of photosynthesis up to 70% due to CO_2 output in the light. The amount of photorespiration in this output ranges from $^2/_3$ up to $^1/_3$, whereas photosynthetic decrease amounts up to 20%. The inhibitory effect of O_2 exclusion in the light is not observed in the plants with CAM characters and C_4-species, however at high temperatures and illumination reduction the plants with CAM characters show 15% decrease of photosynthesis due to the inhibition of photosynthetic mechanism and CO_2 dark output.

УДК 582.894 (477)

И. Ф. Удра

CORNUS MAS (*CORNACEAE*) НА УКРАИНЕ — РЕЛИКТ ТРЕТИЧНЫХ ЛЕСОВ

I. F. UDRA. *CORNUS MAS* (*CORNACEAE*) FROM THE UKRAINE — THE RELICT OF THE TERTIARY FORESTS

Приводятся сведения о новых местонахождениях *Cornus mas* на Украине, уточняется северо-восточный предел ареала вида. Обосновывается естественное произрастание в Приднепровье *C. mas* и его спутников, относимых к третичным реликтам, на основании чего делается вывод о их более широком распространении в прошлом и об автохтонном развитии основного ядра флоры региона, начиная с позднего плиоцена.

Род *Cornus* L. имеет разобщенный ареал и на земном шаре представлен всего четырьмя видами (Wangerin, 1910; Пояркова, 1951). В Евразии произрастают три вида: на западе материка — *C. mas* L., на юго-востоке, в центральных районах Китая, — *C. chinensis* Wanger., в Японии — *C. officinalis* Siebold et Zucc. Лишь один вид этого рода — *C. sessilis* Torr. — распространен в Северной Америке, в Калифорнии. В систематическом отношении род *Cornus* весьма консервативный, виды, входящие в него, очень близки между собой (Wangerin, 1910). Дизъюнкция рода наряду с минимальной видовой дифференциацией свидетельствуют об очень древнем возрасте и одновременно его регрессивной природе, что весьма ценно для выяснения истории лесов с его участием.

Виды рода *Cornus* известны в ископаемом состоянии из верхнемеловых отложений (Якубовская, 1963), а *C. mas* обнаружен только в отложениях верхнего плиоцена (акчагыл) в Закавказье (Пояркова, 1951). Видимо, специфические условия местообитания, не позволяющие сохраняться ископаемым остаткам, а также недостаточность исследований по данной эпохе не позволяют с достоверностью судить о распространении этого вида в прошлом. По всей вероятности, виды рода *Cornus* могут считаться реликтами. *C. mas* относится к субсредиземноморским видам. Его современный ареал охватывает понтическое Средиземноморье — южные присредиземноморские районы Европы, южные предгорья восточных Карпат, а также Крым, Кавказ и Малую Азию. В СССР *C. mas* встречается в горных лесах или по склонам возвышенностей на почвах, подстилаемых чаще всего карбонатными породами, в Закарпатье, Крыму, Молдавии и на юге Правобережной Украины. В последнем регионе проходит северная и северо-восточная граница естественного распространения вида, однако следует отметить, что этот важный для декоративных, склонозащитных, пищевых и лекарственных целей вид кустарника остается слабо изученным в ботанико-географическом отношении. До настоящего времени для территории Украины остаются невыясненными характер ареала *C. mas*, предельные точки произрастания и происхождение его местообитаний на Приднепровской возвышенности. Учитывая важное индикаторное значение вида для выяснения истории развития растительности Украины, мы рассматриваем этот вопрос на основе обобщенных литературных данных и собранных нами ботанических фактов, а также сведений из смежных наук.

Еще сравнительно недавно ботаники считали, что на Украине ареал *C. mas* ограничивается юго-западной частью Подолья (Савастіанов, 1925; Лавренко, 1927), точнее Приднестровьем. Позже границу его ареала на востоке проводили по Южному Бугу (Gajewski, 1937), несмотря на то что ранее J. Güldenstädt (1791) отмечал участие *C. mas* в лесах Приднепровья (Чутянский лес и лес вблизи устья р. Тясмина). Не верить этим сведениям нет основания, так как исследователь даже сообщает о наблюдаемом им в 1774 г. вблизи Кременчуга цветении *C. mas* и повреждении заморозком цветущих экземпляров. Позже *C. mas* для указанного района приводили C. Ledebour (1844) и E. Lindemann (1881). Последний, очевидно, видел его в лесах и садах, хотя, к сожалению, не указал конкретных пунктов. Однако И. К. Пачоский (1915), цитируя отмеченные работы и указывая новое местопроизрастание *C. mas* в Радьковском лесу вблизи Александрии, обнаруженное ботаником-любителем И. З. Рябковым, все же сделал предположение о его заносном характере в лесах Приднепровья. Это мнение позже никем не оспаривалось. Лишь в 20—30-х годах нашего столетия ботаники выявили еще несколько местопроизрастаний *C. mas* в Приднепровье, что послужило основой для вывода об островном характере распространения этого кустарника в данном районе (Котов, 1955). Северо-восточную часть сплошного ареала *C. mas* проводили от с. Залещиков Тернопольской обл. на с. Нижнюю (Старую. — *И. У.*) Ушицу [1] Хмельницкой обл., далее на города Тульчин, Ольгополь Винницкой обл. и Балту Одесской обл. (Котов, 1955). Такое мнение о характере ареала *C. mas* на Украине существует до настоящего времени. Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1974) отмечает, что дубовые леса с участием *C. mas* изолированно встречаются в восточной части Приднепровской возвышенности «в треугольнике» между городами Чигирин—Смела—Знаменка, а наиболее северо-восточное местонахождение этого вида известно из окрестностей г. Смелы Черкасской обл. (Клеопов, 1938).

В 1980 г. мы обнаружили дубовые леса с кустарниковым ярусом из *C. mas* в урочище Деренковецкая дача,[2] которое находится на восточных отрогах Приднепровской возвышенности, южнее р. Рось, у поворота ее нижней части русла к северу. Эти сообщества расположены на северо-восточном пределе произрастания *C. mas* и находятся на расстоянии около 60 км к северу от известных единично произрастающих экземпляров вблизи г. Смелы. Последующие наши исследования позволили выявить еще ряд местопроизрастаний *C. mas* севернее и западнее отмеченного треугольника, что доказывает его более широкое (без заметной дизъюнкции ареала) участие в южных лесах Украины в прошлом.

Кратко охарактеризуем наиболее интересный в геологическом и ботаническом отношениях район распространения *C. mas* в Приднепровье. Суша на водоразделе между Днепром и Южным Бугом существует с позднего миоцена (Молявко, 1960). Следовательно, эта территория является одной из наиболее древних на Украине. Приднепровская возвышенность, размещенная здесь, лежит в области кристаллических пород Азовско-Подольского кристаллического щита, который имеет густую сеть разломов и разделен на отдельные, смещенные относительно друг друга блоки (Бондарчук, 1949). К разломам приурочена сеть речных долин. Рельеф возвышенности в основном пенепленизированный, но к югу и востоку его расчленение усиливается. Наиболее сложный рельеф находится на территории Корсунь-Шевченковского и Каневского районов. Здесь же увеличивается количество «мертвых долин» прорыва подпруженных вод, некогда образовывавших обширные бассейны на месте современных Полесской и Днепровской впадин (Личков, 1928а, б, 1930; Дмитриев, 1933; Веклич, 1958, и др.). Весьма сложна геологическая история Каневско-Мошногорских дислокаций. Все эти геологические и геоморфологические особенности Приднепровья имеют важное значение для интерпретации истории его растительного покрова и лесостепной подзоны вообще. Очень интересны и подстилающие породы данного

[1] Следует отметить, что *C. mas* известен нам из окрестностей п. г. т. Новая Ушица.

[2] Название лесного урочища и расположенного вблизи него с. Деренковцы, происходящего от слова «дерен», т. е. кизил, свидетельствует о древнем существовании леса с участием кизила в данном районе. Эти кизиловые дубравы изолированы с трех сторон болотами и реками, вследствие чего они остались неизвестны ботаникам.

района, свидетельствующие о древности и сложности его формирования. Значительная часть Черкасского бора расположена на опустившейся площади третичных отложений, позже прикрытых аллювием Праднепра, воды которого протекали по современным долинам р. Ирдыня и нижнего течения р. Тясмина (Доппельмаир, 1917). На аллювиальные наносы из песка и глины уже в четвертичный период налегли лёссовые отложения, а позже на них образовался чернозем. Там же встречаются два типа мергелей: белый и желтый. Белый, или луговой болотный, мергель образовался на низкой террасе в результате размыва коренных пород древнего берега Праднепра, сложенного неогеновыми осадочными породами с островами или линзами желтого мергеля. Эти данные свидетельствуют о двух периодах высокого стояния уровня вод в Днепре, разделенных более сухой эпохой с пониженным уровнем вод, во время которой в долине смог образоваться чернозем (Доппельмаир, 1917). Первый период представлял время наибольшего размыва, затронувшего древние берега Праднепра, второй — соответствует периоду современной эрозии.

Климатические условия данного района также являются благоприятными для существования теплолюбивых субсредиземноморских растений. Так, согласно данным метеостанции Млеев, расположенной на Мошногорском кряже, среднегодовая температура вегетационного периода составляет 8.65°C, сумма осадков за год равна 598, за вегетационный период — 441 мм. Рассчитанный по специальной методике (Удра, 1981) показатель увлажнения за год составляет 0.85, а за вегетационный период — 1.16, что свидетельствует о вероятности засушливых сезонов в летнее время. Следует отметить, что эти климатические показатели близки к усредненным показателям метеостанций, вблизи которых проходит северная граница распространения *C. mas* на Украине, а по средним температурам район Мошногорья — один из наиболее теплых на Правобережной Лесостепи. Все отмеченные условия, а также охрана этих лесов содействовали длительному естественному их развитию и сохранению многих редких и реликтовых элементов флоры.

C. mas образует подлесок в разреженных дубовых лесах, которые приурочены к наиболее теплым склонам южных экспозиций долин и балок на светлосерых и серых лесных почвах, сформированных на карбонатных породах. Такие физико-географические условия характерны для южных отрогов Волыно-Подольской и Приднепровской возвышенностей. В Приднестровье кизиловые дубовые леса фитоценотически достаточно полно охарактеризованы (Клеопов, 1938; Шеляг-Сосонко, 1974), известны их приуроченность к каньонообразным долинам рек и географическое расположение; леса Приднепровской возвышенности в этом отношении менее изучены.

Рассмотрим особенности распространения *C. mas* в восточной части ареала, т. е. восточнее р. Южный Буг. Считается, что здесь этот вид приурочен только к дубовым лесам района Чигирин—Смела—Знаменка. Наши исследования показали, что в недалеком прошлом ареал *C. mas* в данном районе не имел заметного разрыва. Это доказывается целым рядом новых находок его местопроизрастаний (в которых этот вид представлен отдельными экземплярами или же популяциями), а также находок его спутников — кустарниковых и травянистых видов.

Восточнее Южного Буга *C. mas* единичными особями встречен в лесном[3] урочище Тараново (квартал 48), расположенном на островной возвышенности между г. Гайвороном и с. Ульяновка. Далее к востоку он рассеянно произрастает в дубовых лесах остепненного облика вокруг г. Голованевска, которые также приурочены к южным отрогам Приднепровской возвышенности между реками Синица и Синюха (правые притоки Южного Буга). К северу от этого участка *C. mas* очень редко встречается южнее Умани в урочище Южном (кв. 91). Следует отметить, что в урочище Погорельском еще в 30-х годах этот кустарник изредка встречался естественно. Но в настоящее время в естественных лесах мы его не обнаружили, хотя в дубовых искусственных насаждениях 40-летней давности сохранились кусты *C. mas*, высаженные рядами в подлеске (саженцы были выращены из местных семян).

[3] В дальнейшем из наименований лесных урочищ и дач слово «лесной» опускается.

О более частой в прошлом встречаемости *C. mas* в лесах вокруг Умани свидетельствует работа В. А. Поггенполя (1896), в которой он сообщает сведения о фенофазах развития этого кустарника и ряда других редких видов (*Staphylea pinnata* L., *Ligustrum vulgare* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Viburnum lantana* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Scopolia carniolica* Jacq.). В специальном примечании автор относит их к дикорастущим растениям и, в частности, отмечает повреждение цветков *C. mas* заморозком и отсутствие у него ягод в 1893 г.

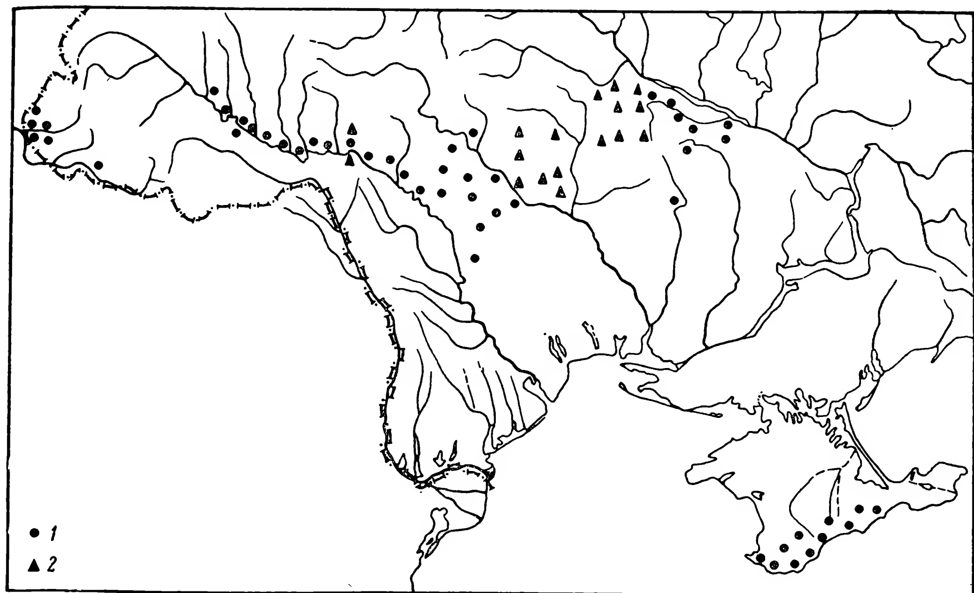
После некоторого перерыва в распространении *C. mas*, связанного с отсутствием вида в долине р. Ятрань и ее притоков, западнее г. Тального найден один вегетирующий куст в лесу у с. Машурово. В бассейне р. Синюхи наблюдается незначительный разрыв в распространении *C. mas*: он, видимо, обусловлен слабой фитоценотической активностью вида еще в пралесах этого района из-за отсутствия соответствующих местообитаний, прежде всего рельефа и известняков, необходимых для его широкого развития. В бассейне р. Синюхи преобладают низменности, покрытые аллювиальными осадками. Эти долины, как мы уже отмечали, образованы стоком вод из обширных бассейнов, существовавших некогда севернее возвышенности. Уничтожение здесь в историческом прошлом водораздельных лесов и превращение их земель в пашни привели к окончательному выпадению из данной местности *C. mas*. Подобной точки зрения на возникновение разрывов многих лесных реликтов в европейской России придерживался И. И. Спрыгин (1936), хотя он и пытался доказать их естественную дизъюнкцию.

На левобережье Синюхи, в наиболее сохранившихся крупных лесных массивах, приуроченных к возвышенностям, мы вновь обнаружили *C. mas* и его травянистые спутники (последние встречаются почти без перерыва). Впервые выявлен экземпляр неплодоносящего кустарника южнее с. Шполы в Марьяновской даче (кв. 54), где также имеются лесокультуры с его участием, а восточнее, в Комсомольской даче (кв. 26—34) Каменского лесхоззага, *C. mas* уже образует в лесах подлесок. Далее к востоку он встречается почти во всех лесных урочищах вплоть до Днепра, где он был впервые зафиксирован более 200 лет назад (см. рисунок). Южнее, в Кировоградской обл., *C. mas* спорадически встречался еще сравнительно недавно (сборы А. Н. Окснера 1921 г.), вероятно его обнаружение в лесах между г. Новоархангельском и с. Тишковка, а также вблизи г. Малая Виска. Но если юго-восточная граница ареала *C. mas* была известна давно, хотя и не всеми принималась за естественную, то северо-восточную следует уточнить по нашим данным. Севернее г. Смелы *C. mas* спорадически встречается редкими кустами или небольшими популяциями на Мошногорском кряже по склонам со стороны р. Ирдыни, а еще севернее он образует подлесок в дубовых лесах в Деренковецкой и Завадовской дачах (см. рисунок).

Мнение о более широком участии и о сравнительно недавней (в историческое время) элиминации *C. mas* из лесов Приднепровской возвышенности (возможно, и Средне-Русской [4]) подтверждается особенностями распространения его травянистых спутников и других третичных реликтовых растений. Последние также свидетельствуют о древности и непрерывности развития лесов района, на чем мы остановимся подробнее ниже. Наиболее тесная фитоценотическая связь у *C. mas* установилась с *Aegonychon purpureo-caeruleum* (L.) Holub и *Carex brevicollis* DC., которые образуют с ним типичные субсредиземноморские ассоциации. Первый вид имеет четкую приуроченность к дубовым лесам с подлеском из *C. mas* по всему его ареалу и изредка встречается за его пределами в рефугиумах лесной растительности на Средне-Русской возвышенности и ее юго-западных отрогах (Рогович, 1869), на Донецком кряже и даже на Приволжской возвышенности (Шмальгаузен, 1897). Отметим только наиболее северные местопроизрастания *A. purpureo-caeruleum*, подтвержденные нашими сборами, так как южнее он в соответствующих условиях рельефа встречается почти во всех лесах вплоть до Днепра. Этот вид — четкий индикатор кизиловых лесов (в том числе и ранее произраставших, до уничтожения их человеком) — в настоящее время встречается в лесах вокруг Умани (урочища Пивденне, Пивничне, Сур-

---

[4] Следует учесть указание о произрастании *C. mas* как лесного кустарника на отрогах возвышенности в б. Полтавской губ. (Арандаренко, 1852; Богданович, 1877; Краснов, 1894).



Ареал *Cornus mas* на Украине.

1 — местопроизрастания по литературным источникам и гербариям, *2* — новые местонахождения на Украине.

чино), в окрестностях с. Тального (урочища Маринченково-Кульбидово, Ворончик, Зарудня, Лукашево) и юго-восточнее с. Шполы (Марьяновская дача, урочища Выдубецкий Збин и др.). Далее к востоку он часто встречается в лесах вокруг г. Городище, на Мошногорском кряже и южнее р. Роси (Деренковецкая и Завадовская дачи), где он даже аспектирует в травостое, образуя ассоциацию Fraxineto—Quercetum cornoso-aegonychosum. Самое северное местопроизрастание *A. purpureo-caeruleum* в Приднепровье отмечено нами в Таганчанской даче (кв. 37), которая расположена на левобережье Роси, северо-восточнее г. Корсунь-Шевченковского. Еще севернее он зафиксирован в районе Канева (Любченко, 1981). Следует отметить, что *A. purpureo-caeruleum* упоминался в районе Умани и Тального около 100 лет назад (Андржейовский, 1862; Holtz, 1872; Пачоский, 1887; Шмальгаузен, 1897), когда уничтожение лесов только началось, и предполагать занос этого вида человеком на обширные территории нереально.

В такой же степени показательны местопроизрастания *Carex brevicollis*, отмеченные в лесах вблизи Умани (Holtz, 1872; Пачоский, 1887, 1914; Шмальгаузен, 1897), вокруг городов Голованевска и Смелы (Клеопов, 1938), в окрестностях Харькова (Шмальгаузен, 1897) и на Донецком кряже. Имеются также гербарные образцы этого вида из лесов Мошногорья (П. П. Кожевников, сборы 1929 г.), из окрестностей Чигирина и с. Нерубайка (Полковничья дача) Кировоградской обл. (Ф. А. Грынь, сборы 1937 г.). Данный вид собран нами в кизиловых лесах на Мошногорье (кв. 6, Закревское лесничество) и в Деренковецкой даче (кв. 46). Однако в отличие от вышеуказанного вида *Carex brevicollis* в Приднепровье не образует травяного покрова в лесах, как в Приднестровье, а встречается спорадически и проявляет черты реликтовости, редко образуя семена и слабо разрастаясь с помощью корневищ. К постоянным спутникам кизиловых лесов, но не являющимся доминантом в травостое, по мнению Ю. Д. Клеопова (1938), принадлежит *Coronilla elegans* Panč., произрастающий и в Приднепровье.

Леса с подлеском из *C. mas* сопровождают такие субсредиземноморские виды, как *Scutellaria altissima* L., *Hypericum hirsutum* L., *Calamintha sylvatica* Bromf., *Lathyrus venetus* (Mill.) Wohlf., *Polygonatum latifolium* Desf., *Coronilla coronata* L., *Salvia glutinosa* L., *Asparagus tenuifolius* Lam., *Arabis turrita* L., *Lactuca quercina* L., *Symphytum tauricum* Willd., *Scrophularia vernalis* L., *Leopoldia tenuiflora* (Tausch) Heldr.

О непрерывном (во времени и в пространстве) развитии широколиственных лесов региона свидетельствует характер ареалов их более мезофитных компонентов, которые обладают слабыми миграционными возможностями: *Scopolia carniolica*, *Allium ursinum* L., виды рода *Arum* [5] — *A. alpinum* Schott et Kotschy, распространенный на западе Европы, и близкие к нему географически замещающие виды *A. besseranum* Schott на Правобережной Украине и *A. elongatum* Stev. на Левобережной Украине, а также *Galanthus nivalis* L., *Scilla bifolia* L., *S. sibirica* Haw., *Corydalis marschalliana* Pers., *C. cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *Cimicifuga foetida* L., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Mercurialis ovata* Sternb. et Hoppe.

Но если *Allium ursinum*, виды рода *Corydalis* Vent. и другие луковичные еще играют в лесах Приднепровья важную фитоценотическую роль и создают весенний аспект, то *Scopolia carniolica* и виды рода *Arum* встречаются очень редко и вследствие рубок лесов постепенно исчезают. До недавнего времени *Scopolia carniolica* восточнее р. Южный Буг был известен всего из пяти мест: в окрестностях Умани (Рогович, 1869; Пачоский, 1887), леса Звенигородщины: Чабанский лес у с. Смельчинцы и лес у с. Будище (Підоплічка, 1926) и район с. Знаменки: Черный и Чутянский лес (Пачоский, 1915). Мы обнаружили этот весьма избирательный к условиям произрастания вид южнее Умани (Синицкая дача, кв. 79), восточнее Немирова (Криковецкая дача, кв. 52), севернее Гайсина (Дашевская дача, кв. 77 и 83), западнее г. Тального в лесу у с. Поташ. Найден он также в Каневском заповеднике (Любченко, 1981). В Приднепровье впервые вблизи г. Каменка (Комсомольская дача, кв. 54) и г. Городище (Городищенская дача, кв. 5) мы обнаружили признанный третичный реликт *Euphorbia amygdaloides* L. Однако большее значение для восстановления истории формирования лесов региона имеют особенности распространения древесных и кустарниковых растений, обладающих по сравнению с травянистыми видами еще более медленными темпами миграции (Удра, 1982). Такие субатлантические древесные породы, как *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus torminalis* Grantz, *Cerasus avium* L., *Carpinus betulus* L., произрастают на левобережье Южного Буга, доходят до Днепра, а последние два вида появляются на левобережье, образуя дизъюнкции. *Acer pseudoplatanus* в настоящее время заметен в составе лесообразующих пород восточнее Южного Буга до линии Жашков—Умань. К востоку он отмечался изредка Рогович, 1869), мы встретили его отдельные деревья в окрестностях Тального (лес у с. Поташ) и севернее Корсунь-Шевченковского (Таганчанская дача, кв. 20 и 37). Особенности распространения *Cotinus coggygria* мы рассмотрели ранее (Удра, 1983), попутно сообщив сведения и о *Ligustrum vulgare*, эпизодически встречающемся в данном районе, а также на правом берегу р. Ворсклы, на Средне-Русской возвышенности и на Донецком кряже. Субсредиземноморский вид *Viburnum lantana* встречается на Приднепровской возвышенности чаще, чем отмеченные выше виды. В этом регионе на грани вымирания находится третичный реликт *Staphylea pinnata*, который еще можно встретить в Приднестровье и только единично в Приднепровье. Вблизи г. Смелы он указывался еще в прошлом веке (Рогович, 1869), позже никем там не собирался. Нами встречен в колхозном лесу вблизи Умани, северо-западнее с. Ивановка.

Еще более показательны для вывода о сохранении третичного неморального ядра в лесах Приднепровья данные о характере распространения общепризнанного третичного реликтового кустарника *Euonymus nana* Bieb. Этот вид часто имеет совпадающие с *Cornus mas* места обитания и фитоценотическую приуроченность (Клеопов, 1938). *Euonymus nana* давно был известен и в Приднепровье (Пачоский, 1915), где его долгое время считали изолированным от основного Бессарабско-Подольского региона. Однако последующие исследования показали, что этот вид имеет более или менее равномерное распространение по южным отрогам Приднепровской возвышенности. Так, восточнее Южного Буга *E. nana* отмечен в лесах вблизи Гайсина (села Крюковцы, Алексеевка, Ситковцы, Выща Кропывна, сборы Ф. А. Грыня), в окрестностях г. Теплика (с. Глубочек,

---

[5] Три очень близких вида, имеющие одинаковое число хромосом (Дубовик, 1981). С. С. Иконников (1979) *A. alpinum* и *A. besseranum* объединил в один.

А. С. Рогович; с. Харпачка, А. Л. Андржейовский). В окрестностях Умани этот вид был отмечен Б. Сидоруком (1976) в Белогрудовской даче (гербарные образцы неизвестны и местонахождение требует уточнения и подтверждения). Шире, чем считали ранее, распространен *E. nana* в Приднепровье (Курсон, 1978). Все эти данные подтверждают мнение о древнем и автохтонном развитии лесов не только на Волыно-Подольской возвышенности, но и на Приднепровской, основное флористическое ядро которых сохранилось с третичного периода.

Для восстановления истории *C. mas* и связанных с ним лесов необходимо учитывать биоэкологические свойства этого вида, его способность к расселению и миграционные возможности, чему до настоящего времени почти не уделялось внимания даже в ботанико-географических работах. Прежде всего отметим теплолюбивость *C. mas*, его приуроченность к наиболее прогреваемым, часто сухим склонам южных экспозиций и к почвам, сформированным на карбонатных породах. Такие особые условия уменьшают конкуренцию более мезофитных древесных пород, но одновременно затрудняют его расселение. Чаще в подобных условиях и в лесах с разреженным пологом он образует сомкнутый подлесок. Например, в Деренковецкой даче на крутых склонах, где известьсодержащие мергели нередко выходят на поверхность, *C. mas* образует сомкнутый подлесок. На Мошногорском кряже, где мергели более локальны и залегают глубже, он встречается единично или небольшими популяциями. Конечно, современное распространение *C. mas*, как и других редких видов, в большой мере обусловлено многовековой человеческой деятельностью, которая резко очертила приуроченность этого вида к подобным почти экстремальным условиям произрастания. Этим в основном обусловлены незначительные или региональные дизъюнкции многих редких и слабоконкурентных растений.

C. mas очень светолюбивый вид, особенно в молодом возрасте. Произрастая на южном склоне, он не переходит на северный и этим обеспечивает резкость границ распространения его популяций. Тепло- и светолюбие вида подтверждается распределением его проростков при самосеве, которые отсутствуют даже под своей кроной, особенно с северной ее стороны, и приурочены к южной периферии кроны. Одной из главных причин элиминации *C. mas* после рубок естественных лесов также является светолюбие вида, не выносящего длительного и сильного затенения со стороны поросли и самосева других широколиственных пород, образующих к 5—10 годам чащу. Поэтому в искусственных, а также вторичных, порослевых лесах основная масса особей *C. mas* выпадает и только отдельные наиболее крупные его экземпляры переживают стадию чащи. Это подтверждают и данные об обследовании дубовых лесных культур с участием *C. mas*, созданных в пределах ареала вида на пологих склонах водоразделов. Так, южнее Умани в Синицко-Поланском лесу *C. mas* был высажен рядами около 40 лет назад в ясенево-дубовые лесокультуры. В настоящее время бóльшая часть особей погибла, отдельные экземпляры сохранились только вблизи квартальных просек и на более освещенных местах, где можно наблюдать растения на разных стадиях отмирания; многие из них усыхают, достигнув 4 м высоты и 3 см в диаметре. На открытых же местах посаженные растения не только хорошо развиваются, но и плодоносят.

Выживание *C. mas* в самые неблагоприятные периоды обусловлено прежде всего вышеотмеченными свойствами, а также сильной способностью к образованию поросли. В Приднепровье мы неоднократно встречали порослевые куртины *C. mas*, существующие по периферии выгнивших внутри старых пней диаметром 0.5—1.0 м. Такие остатки пней, сохранившие живую ткань по периферии корневой шейки, образуют на ней наплывы и наросты с несколькими порослевинами (3—5 штук), у которых диаметр стволиков 8—10 см. Характерно, что образование порослевых куртин свойственно наиболее устойчивым популяциям *C. mas*, в том числе и расположенным вблизи северо-восточной границы ареала вида, где он образует еще подлесок. О том, что сохранившиеся пни действительно представляют собой остатки когда-то огромных стволов *C. mas*, свидетельствует следующая важная находка в Приднепровье. В Завадовской даче (кв. 60) в верхней части южного склона обнаружен экземпляр *C. mas*, который имеет цельный ствол высотой 1.2 м над землей с диаметром в верхней части до 60, а у корневой шейки — более 80 см. Выше 1.2 м ствол разветвля-

ется, и хотя мелкие ветки были срублены во время валки леса, самая крупная ветвь диаметром 36 см сохранилась. Общая высота этого экземпляра достигает 10 м. Для определения возраста такого уникального экземпляра *C. mas* мы на том же участке сделали срезы и подсчитали возраст по годичным кольцам у нескольких семенных и порослевых стволиков. Рост у растений этого вида очень медленный, в среднем 1 см за 10 лет. Путем интерполяции мы определили, что возраст найденной самой крупной особи[6] *C. mas* достигает 500 лет. Возможно, он и больше, так как с возрастом прирост по диаметру уменьшается. Эти данные окончательно подтверждают вывод о весьма древнем и естественном характере произрастания *C. mas* в лесах Приднепровья, так как 500 лет назад его не могли культивировать в этих местах даже примитивно.

Что же касается особенностей размножения *C. mas*, то они также не позволяют ему быстро и эффективно мигрировать в течение короткого времени: его цветки часто повреждают заморозки (Güldenstädt, 1791; Поггенполь, 1896; Троицкий, 1951). Изолированные экземпляры, как правило, не плодоносят, что вызвано морфологическим строением цветков *C. mas*, приспособленных к перекрестному опылению (Троицкий, 1951).

Изоляция затрудняет процесс перекрестного опыления, вследствие чего единичные кусты не образуют жизнеспособных семян и возникают за счет порослевого возобновления. Обильнее *C. mas* плодоносит в тех условиях, где он образует кустарниковый ярус. Однако при этом семенное возобновление страдает из-за регулярных сборов ягод местным населением. Чаще самосев *C. mas* появляется вокруг отдельных особей, произрастающих в разреженных популяциях вида, в отдалении от селений. Самосев вокруг плодоносящих экземпляров наблюдался нами вблизи южной периферии кроны на расстоянии 1—5 м от нее. Единичный самосев отмечен на крутых склонах в пределах 10 м от плодоносящих кустов. Наиболее эффективный способ расселения *C. mas* — автобарохорный. Из-за медленного роста этого вида в сообществе (исследования показали, что в возрасте 10 лет экземпляры его достигают 1.5 м выс. с диаметром стволика у корневой шейки 1.5—2 см) плодоношение у него наступает после 20 лет. Исходя из этих данных, определенная по специальному расчету (Удра, 1982) миграционная скорость *C. mas* составляет всего 0.5 м в год. Это означает, что автобарохорным способом за 1000 лет вид может обсеменить площадь радиусом 500 м, что и подтверждается исследованиями расселения его популяций. Однако для формирования ареала вида этого способа диссеминации было явно недостаточно, иначе невозможно объяснить, каким образом *C. mas* преодолевал различные геоморфологические и экологические преграды. Чтобы объяснить это, необходимо допустить зоохорный способ распространения семян. Наиболее вероятным зооагентом одновременного заноса нескольких семян *C. mas* на относительно далекое расстояние и в одно место, позволяющим преодолевать различные природные преграды, мог быть только медведь, обитавший на этой территории в средневековье и в более позднее время. Но при учете вышерассмотренных биологических и экологических препятствий для закрепления вида в новых местах, а также из-за малой вероятности заноса семян в благоприятные для развития вида условия, ограниченности этих условий и пределов суточной миграции медведя этот способ диссеминации малоэффективен и мог приводить лишь к очень медленному расширению ареала вида, так как, согласно А. Л. Тахтаджяну (1957 : 1645), «вероятность совпадения значительного числа независимых (тем более случайных. — *И. У.*) событий очень мала». Расчеты показывают, что вероятность наступления положительного результата в этом процессе составляет 0.002% за период смены поколений у данного вида.

Неограниченному расселению видов противоречит также их приуроченность к определенным растительным сообществам, компонентом которых они обычно выступают. *C. mas*, являющийся компонентом неморальных лесов, не мог расселяться быстрее эдификаторов этих лесов — видов таких родов, как *Quercus* L., *Carpinus* L., *Acer* L. и др. (Удра, 1982).

Современная роль *Cornus mas* в лесах Украины в качестве подлеска незначи-

---

[6] Во «Флоре СССР» (Пояркова, 1951) указаны следующие максимальные размеры *C. mas*: диаметр ствола 45 см, высота 9 м.

тельна, а его ареал явно носит регрессивный, реликтовый характер. Дубовые леса с его участием в подлеске фрагментарны, в основном приурочены к склонам речных долин и малодифференцированы. Их описания опубликованы в работах Клеопова (1938) и Шеляг-Сосонко (1974). Следует отметить, что в Приднепровье наиболее часто встречаются такие ассоциации или их фрагменты, как Fraxineto—Quercetum cornoso-aegonychosum и Fraxineto— et Carpineto—Quercetum cornoso-caricosum (pilosae). Описаны нами и ранее не отмеченные для этого района ассоциации Ulmeto— et Carpineto—Quercetum cornoso-convallariosum и Acereto (campestris) — Quercetum cornoso-mercurialiosum, а также ряд производных ассоциаций, возникших в результате рубок лесов: Fraxineto—et Carpineto—Quercetum poosum (nemoralis), Carpineto—Quercetum acereto (tatarici)-mercurialiosum. Реже здесь встречаются ассоциации Fraxineto—Quercetum cornoso-stellariosum и Fraxineto—Quercetum cornoso-caricosum (rhizinae).

Рассмотренные данные, касающиеся *Cornus mas*, его травянистых спутников и сопутствующих им третичных реликтов, подтверждают мнение о естественности и древности лесов с его участием на юге и востоке Приднепровской возвышенности. Они позволяют считать *C. mas* наряду с другими третичными элементами этих же лесов реликтом позднего плиоцена, т. е. видом, пережившим похолодания в четвертичном периоде in situ.

ЛИТЕРАТУРА

Андржейовский А. Л. (1862). Исчисление растений Подольской губернии и смежных с нею мест, т. 2. — Унив. изв. (Киев), № 7. — *Арандаренко Н. И.* (1852). Записки о Полтавской губернии, составленные в 1846 г., № 1—3. Полтава. — *Богданович З.* (1877). Сборник сведений о Полтавской губернии. Полтава. — *Бондарчук В. Г.* (1949). Геоморфологія УРСР. Київ: Радянська школа. — *Веклич М. Ф.* (1958). Четвертинні відклади правобережжя Середнього Дніпра. Київ: Вид-во АН УРСР. — *Дмитриев Н. И.* (1933). О ледниковых долинах Украины. — Тр. 2 междунар. конф. по изучению четвертичного периода Европы, т. 3. — *Доппельмаир Г. И.* (1917). Материалы к изучению Черкасского бора. — Лесной журн., № 4—6. — *Дубовик О. М.* (1981). До питання номенклатури *Arum orientale* Bieb. — Укр. бот. журн., т. 38, № 1. — *Иконников С. С.* (1979). Сем. *Araceae* Juss. — аронниковые. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука. — *Клеопов Ю. Д.* (1938). Ботаніко-географічні етюди, т. 1. Про нові знахідки *Euonymus nana* MB. і *Coronilla elegans* Panč. в УРСР. — Журн. Інст. бот. АН УРСР, т. 17 (25). — *Котов М. І.* (1955). Родина кизилові — *Cornaceae* Link. — В кн.: Флора УРСР, т. 7. Київ: Вид-во АН УРСР. — *Краснов А. Н.* (1894). Ботанико-географический очерк Полтавской губ. — В кн.: Материалы к оценке земель Полтавск. губ. Естественно-историческая часть. СПб. — *Курсон В. Б.* (1978). Поширення і еколого-ценотичні особливості *Euonymus nana* Bieb. на території Наддніпровської височини. — Укр. бот. журн., т. 35, № 3. — *Лавренко Е. М.* (1927). Рослинність України. — Вісн. природознавства, т. 1—2. — *Личков Б. Л.* (1928а). О террасах Днепра и Припяти. Л.: Изд-во Геол. комитета. — *Личков Б. Л.* (1928б). К геологической истории Полесья. — ДАН СССР, т. 5, № 6. — *Личков Б. Л.* (1930). О так называемых ископаемых пустынях четвертичного времени в Европе. — Тр. геогр. отд. КЕПС, т. 1, № 2. — *Любченко В. М.* (1981). Грабовий ліс Канівського заповідника. — Укр. бот. журн., т. 38, № 1. — *Молявко Г. І.* (1960). Неоген півдня України. Київ: Вид-во АН УРСР. — *Пачоский И. К.* (1887). Очерки флоры окрестностей г. Умани Киевской губернии. — Зап. Киев. общ. естествоисп., т. 8, № 2. — *Пачоский И. К.* (1914). Херсонская флора, т. 1. Херсон. — *Пачоский И. К.* (1915). Описание растительности Херсонской губернии. Леса, т. 1. Херсон. — *Підоплічка М. М.* (1926). Матеріали до флори Звенигородщини. — Укр. бот. журн., т. 3. — *Поггенполь В. А.* (1896). Результаты фитофенологических наблюдений над фазами развития дикорастущих и культурных растений в окрестностях г. Умани Киевской губ. Одесса. — *Пояркова А. И.* (1951). Сем. кизиловые — *Cornaceae* Link. — В кн.: Флора СССР, т. 17. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Рогович А. С.* (1869). Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа. Киев. — *Савастіанов О.* (1925). Дика рослинність Поділля. Вінниця. — *Сидорук Б.* (1976). «Червона книга» рослин нашої Батьківщини. Уманьська зоря. — *Спрыгин И. И.* (1936). О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. — Уч. зап. Казанск. гос. унив., т. 96, в. 6.— *Тахтаджян А. Л.* (1957). К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. — Бот. журн., т. 42, № 11. — *Троицкий Н. А.* (1951). К биологии цветения некоторых растений флоры Крыма. — Изв. Крымск. пед. инст., т. 17. — *Удра И. Ф.* (1981). Лесостепная подзона Евразии и ее границы. — Изв. АН СССР, сер. геогр., № 5. — *Удра И. Ф.* (1982). Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода. — Бот. журн., т. 67, № 8. — *Удра І. Х.* (1983). Знахідка *Cotinus coggygria* Scop. на Мошногірському кряжі. — Укр. бот. журн., т. 39, № 1. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* (1974). Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. Київ: Наук. думка. — *Шмальгаузен И. Ф.* (1897). Флора Средней и Южной России, т. 2. Киев. — *Якубовская Т. А.* (1963). Порядок *Cornales*. — В кн.: Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геологии и охране недр. — *Gajewski W.* (1937). Elementy flory Polskiego Podola. Warszawa. — *Güldenstädt J. A.* (1791).

Reisen durch Russland und im Kaukasischen Gebirge, Bd 2. St.-Petersburg. — *Holtz L.* (1872). Zur Flora Süd-Russlands, insbesondere des im Gouvernement Kiew, gelegenen kreiser Uman. — J. Linnaea, Bd 8. — *Ledebour C. F.* (1844). Flora Rossica, vol. 2, part 1. Stuttgartiae. — *Lindemann E.* (1881). Flora Chersonensis, vol. 1. Odessae. — *Wangerin W.* (1910). Fam. *Cornaceae*. In: *Engler A*, Das Pflanzenreich, Bd 41. Berlin.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 24 V 1982.

SUMMARY

New evidence on the distribution of *Cornus mas* L. and its accompanying species in the Ukraine is listed, the north-eastern limit of its area is specified; bioecological properties of the species are characterised.

On the basis of the data considered on *C. mas*, its accompanying species and other tertiary relicts, a conclusion is made about the autochthonous development of the basic floristic nucleus in the given region from the late Pleocene.

УДК 581.3 : 582.972

Н. Н. Андронова

СТРОЕНИЕ ПЫЛЬНИКА И РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЫ У МАРЕНОВЫХ (*RUBIACEAE*)

N. N. ANDRONOVA. THE STRUCTURE OF THE ANTHER AND POLLEN DEVELOPMENT IN THE *RUBIACEAE*

Приводятся результаты исследования строения и развития стенки пыльника, микроспорогенеза и развития пыльцы у 19 видов сем. *Rubiaceae*. Выявлены некоторые особенности строения пыльника у отдельных представителей, дополняющие эмбриологическую характеристику семейства.

Первые работы, посвященные эмбриологии сем. *Rubiaceae* Juss., появились в прошлом веке, но они содержали лишь краткие сведения: M. Schleiden (1837, цит. по: Магешвари, 1954), W. Hofmeister (1858), J. Vesque (1878) и др. Более подробным является исследование F. Lloyd (1902), посвященное изучению эмбриологии ряда представителей семейства. Как и у предыдущих авторов, в публикации Lloyd не было данных о строении пыльника и развитии пыльцы у мареновых, но детально исследована женская генеративная сфера у видов родов *Diodia*, *Houstonia* и некоторых других.

Сведения о строении мужских генеративных структур у мареновых впервые появились в работах F. Faber (1912) и H. Juel (1915), а затем в широкоизвестной публикации F. Fagerlind (1937), в которой достаточно подробно была описана цитоэмбриология некоторых представителей семейства, включая развитие стенки пыльника у *Galium mollugo*, *Bouvardia* sp. и *Houstonia* sp.[1]

В дальнейшем эмбриологи в своих работах, как правило, параллельно с женской генеративной сферой изучали и мужскую (Raghavan, Srinivasan, 1941; Ramam, 1954, и др.). Тем не менее в семействе мареновых последняя оказалась наименее изученной.

В данной работе мы обобщаем результаты нашего изучения строения пыльников, развития стенки пыльника, микроспорогенеза и развития пыльцы у 19 видов из 9 родов и 5 триб семейства мареновых.

Данные по эмбриологии 15 видов — *Tricalysia reticulata* (*Gardenieae*), *Ixora coccinea*, *I. radiata* (*Ixoreae*), *Borreria hebecarpa*, *B. verticillata* (*Spermacoceae*), *Phuopsis stylosa*, *Asperula humifusa*, *A. molluginoides*, *A. prostrata*, *A. setosa*, *Galium boreale*, *G. cruciata*, *G. palustre*, *G. uliginosum*, *G. verum* (*Galieae*) — публикуются впервые, по 4 видам — *Macrosphyra longistyla* (*Gardenieae*), *Fadogia cienkowskii* (*Vanquerieae*), *Octodon setosum* (*Spermacoceae*), *Asperula odorata* (*Galieae*), изученным нами ранее (Андронова, 1972, 1973, 1975, 1978), в ряде случаев приводятся новые или уточненные данные.

Материал и методика

Материал для исследования собран в естественных местах обитания в Калининградской обл. РСФСР (*Galium boreale*, *G. palustre*, *G. uliginosum*, *Asperula odorata*), в Армянской ССР, в окрестностях г. Кировакана (*Asperula humifusa*,

[1] Названия растений приводятся по «Флоре СССР» (т. 23, 1958) и по J. Hutchinson и J. Dalziel (1931—1936).

A. molluginoides, *A. prostrata*, *A. setosa*, *Galium cruciata*, *G. verum*), в республике Мали близ г. Сикасо (*Tricalysia reticulata*, *Macrosphyra longistyla*, *Fadogia cienkowskii*, *Ixora radiata*, *Octodon setosum*), в республике Сенегал близ г. Дакара (*Borreria hebecarpa*, *B. verticillata*), а также в условиях интродукции в открытом грунте в Ботаническом саду Калининградского университета (*Phuopsis stylosa*) и в Ботаническом саду г. Дакара (*Ixora coccinea*). Материал по *I. coccinea* и часть материала по *Macrosphyra longistyla* (собранного также в Ботаническом саду г. Дакара) любезно передал нам для исследования сотрудник филиала Океанографического центра ORSTOM Альфонс Саниа.

Исследуемые в настоящей работе виды представлены различными жизненными формами: небольшими деревьями (*Tricalysia reticulata*), кустарниками и полукустарниками (*Macrosphyra longistyla*, *Fadogia cienkowskii*, *Borreria verticillata*, виды рода *Ixora*), травами (*Borreria hebecarpa*, *Octodon setosum*, *Phuopsis stylosa*, виды родов *Asperula* и *Galium*).

Материал фиксировали смесью Чемберлена, обработку осуществляли по общепринятой цитоэмбриологической методике. Толщина срезов варьировала от 10 до 16 мкм в зависимости от величины цветков. Для окрашивания препаратов использовали железный гематоксилин по Гейденгайну.[2] Изучение препаратов проводили с помощью светового микроскопа МБИ-3, рисунки — рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Андроцей. Число тычинок у исследованных видов варьирует от 4 до 7: у *Tricalysia reticulata* — 6 (7), у *Asperula molluginoides* — 5 (6), у *Macrosphyra longistyla* — 5, у *Fadogia cienkowskii* — 5 (4), у *Phuopsis stylosa* и *Asperula prostrata* — 5, у остальных изученных представителей семейства — 4. Тычинки расчленены на тычиночную нить, связник и пыльник. Тычиночные нити срастаются с лепестками венчика, что характерно для более эволюционно продвинутых групп растений (Федоров, Артюшенко, 1975, и др.). Все изученные виды имеют продолговатую форму связника, за исключением *Fadogia cienkowskii*, у которого связник выдается над пыльником, а дистальная его часть изогнута над рыльцем пестика.

Пыльники у всех изученных представителей семейства 4-гнездные, что характерно для мареновых. У *F. cienkowskii* абаксиальные микроспорангии длиннее адаксиальных и их дистальная часть загнута над рыльцем, в результате чего на поперечном срезе дистальной части пыльник оказывается 2-гнездным с сильно вытянутыми в тангентальном направлении микроспорангиями. Подобное неравномерное развитие микроспорангиев для семейства мареновых отмечается впервые. У *F. cienkowskii* и *Tricalysia reticulata* наблюдаются случаи недоразвития в пыльнике одного, двух, трех или даже всех четырех микроспорангиев. У *Macrosphyra longistyla* внутрь пыльцевого гнезда вдаются выросты стерильной ткани — плацентоиды (Андронова, 1975).

Связники довольно крупные у *M. longistyla*, *Fadogia cienkowskii* и видов рода *Ixora*. У остальных исследованных представителей сем. *Rubiaceae* связники более мелкие, менее всего они развиты у видов из трибы *Spermacoceae* (виды рода *Borreria*, *Octodon setosum*). У всех исследованных мареновых по связнику проходит один проводящий пучок. Вскрывание пыльников осуществляется продольной щелью на стыке гнезд парных микроспорангиев.

Развитие стенки пыльника исследовано у *Octodon setosum* (Андронова, 1973), видов рода *Borreria*, *Macrosphyra longistyla* (Андронова, 1975), *Phuopsis stylosa*, видов рода *Asperula* (Андронова, 1978 и данные настоящей статьи), видов рода *Galium*.

У исследованных видов, как и у прочих представителей сем. *Rubiaceae* (Fagerlind, 1937; Raghavan, Srinivasan, 1941; Raman, 1954, и др.), стенка пыль-

---

[2] В изготовлении препаратов по видам родов *Asperula*, *Galium* и *Borreria* принимали участие студенты биологического факультета Калининградского университета Н. П. Базунова, С. Н. Бурунова, Г. И. Жук, Н. В. Комягина, Т. А. Кононова, И. В. Московка, И. А. Налетова, О. Н. Савинова, Н. Н. Смурова, Л. Р. Фаногорская.

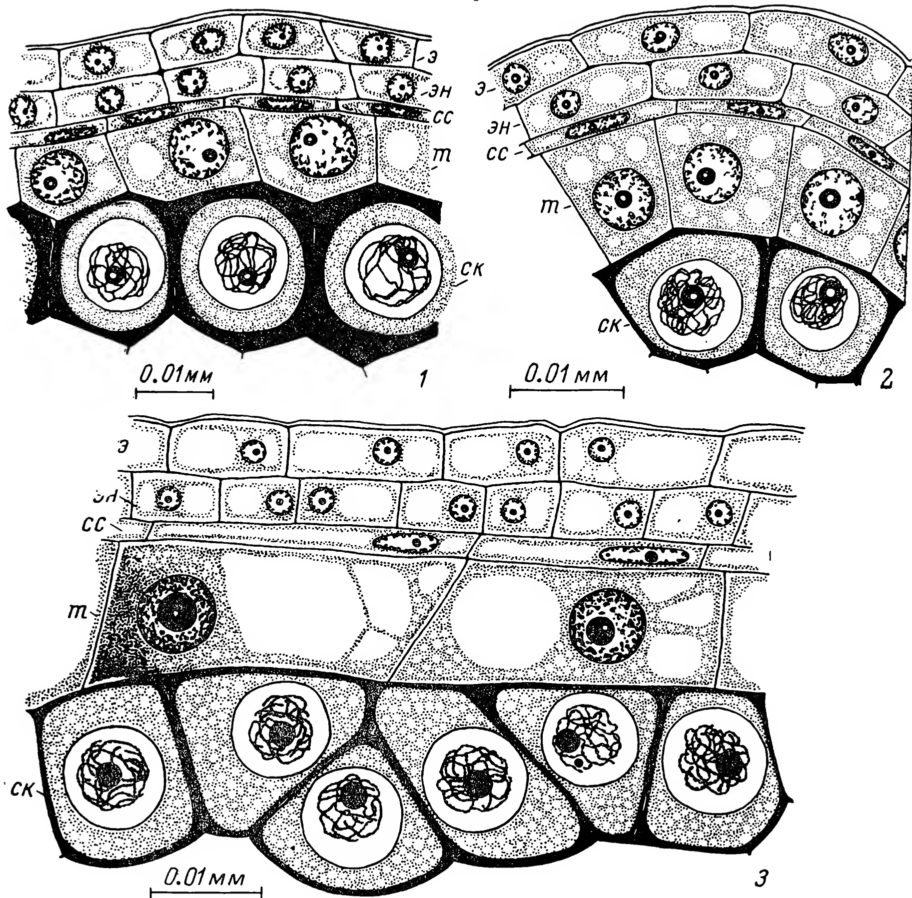


Рис. 1. Строение стенки пыльника у мареновых в начале мейоза.

1 — *Octodon setosum*, 2 — *Galium boreale*, 3 — *Phuopsis stylosa*; *э* — эпидерма, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *сс* — средний слой, *ск* — спорогенные клетки.

ника формируется центробежно, по типу двудольных, следуя классификации G. Davis (1966), и соответствует I типу, согласно классификации Т. Б. Батыгиной и др. (1963). Сформированная стенка пыльника у *Octodon setosum*, *Phuopsis stylosa*, видов родов *Borreria*, *Asperula* и *Galium* состоит из 4 слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 1, *1—3*; 2, *1—2*); у видов рода *Ixora* — из 5—6 слоев: эпидермы, эндотеция, 2 (3) средних слоев и 1 (реже 2) слоя тапетума (рис. 2, *5*); у *Tricalysia reticulata* — из 5—6 (7) слоев: эпидермы, эндотеция, 2—3 (4) средних слоев и 1—2 слоев тапетума (рис. 3, *1—3*); у *Fadogia cienkowskii* — из 5—6 слоев: эпидермы, эндотеция, 2—3 средних слоев и 1—2 слоев тапетума; у *Macrosphyra longistyla* на значительном протяжении стенка пыльника представлена 6—7 слоями клеток: эпидермой, 2 слоями эндотеция, 2—3 средними слоями и тапетумом, и только на небольших участках у стыка гнезд парных микроспорангиев стенка пыльника состоит из 4 слоев клеток: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума.

Тапетум стенки пыльника у исследованных представителей сем. *Rubiaceae* является производным первичного париетального слоя. С внутренней стороны пыльцевого гнезда тапетум дифференцируется из клеток связника. Для всех изученных представителей семейства характерны одноядерные клетки тапетума (рис. 1, *1—3*; 2, *1*, *2*, *5*; 3, *1—3*), что типично в целом для семейства. Двухъядерные клетки тапетума отмечены только у *Coffea arabica* (Faber, 1912) и *Spermacoce hispida* (Raghavan, Srinivasan, 1941). У видов с многослойной стенкой пыльника (*Tricalysia reticulata*, *Fadogia cienkowskii*, виды рода *Ixora*)

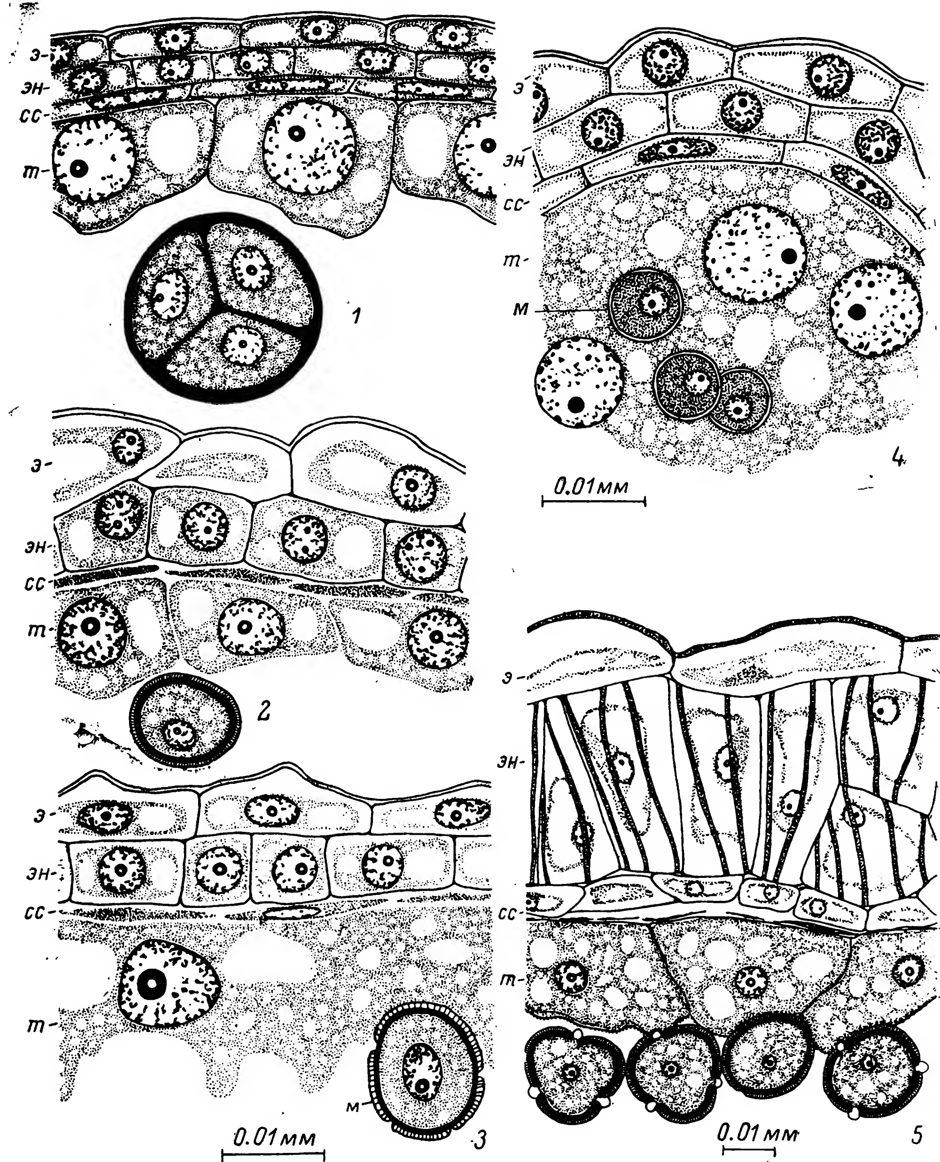


Рис. 2. Строение стенки пыльника у мареновых в постмейотический период.

1 — Borreria hebecarpa, 2 — Galium boreale, 3 — Asperula odorata, 4 — A. humifusa, 5 — Ixora radiata. м — микроспора; остальные обозначения, как на рис. 1.

тапетум 1—2-слойный, лишь у *Macrosphyra longistyla* в области плацентоида тапетум многослойный (до 4 слоев) (Андронова, 1975).

Ранее для семейства все авторы указывали лишь секреторный тип тапетума (Fagerlind, 1937; Raman, 1954; Dublin, 1957; Farooq, 1958, 1959, 1960, и др.). Наши исследования показали наличие и других типов тапетума. Так, у *Asperula humifusa* к концу мейоза оболочки клеток тапетума растворяются и протопласты выпячиваются в полость микроспорангия. Слияние протопластов в периплазмодий происходит во время обособления микроспор, поэтому тапетум у этого вида может быть определен как секреторный с реорганизацией в ложный периплазмодий. Классификация тапетума здесь и ниже дана по О. П. Камелиной (1977, 1978, 1980, 1981). Тапетальные ядра у *A. humifusa* очень крупные, крупнее микроспор (рис. 2, *4*).

У *Asperula odorata* к концу мейоза оболочки клеток тапетума тоже растворяются и происходит выпячивание протопластов в полость пыльцевого гнезда (Андронова, 1978). При обособлении микроспор часть тапетальных клеток

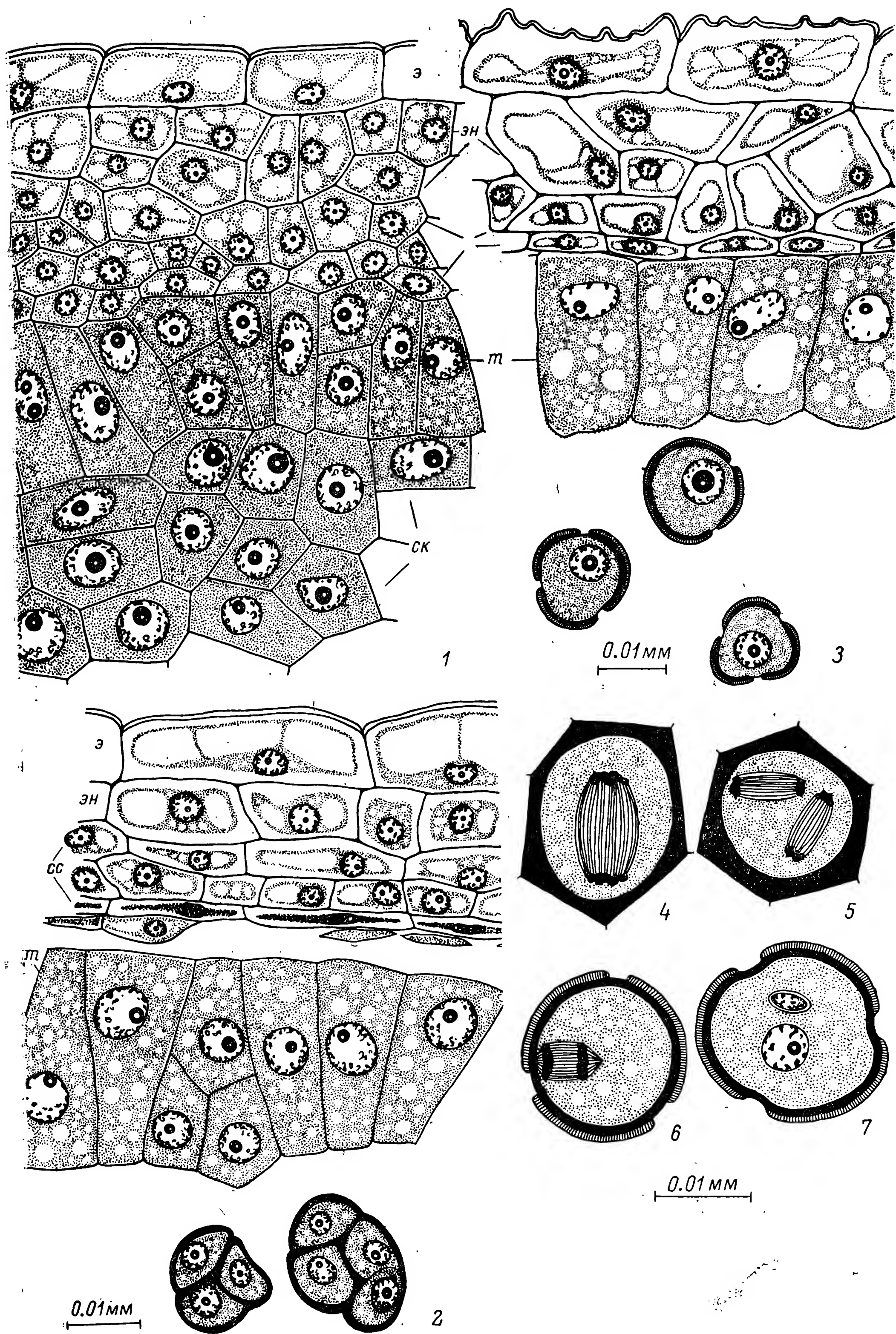


Рис. 3. Строение стенки пыльника и развитие пыльцы у *Tricalysia reticulata*.
Обозначения, как на рис. 1.

сливается, образуя частичный периплазмодий, но часть клеток сохраняет свою самостоятельность. Видимо, тапетум у *A. odorata* следует определить как секреторный с реорганизацией в амебоидный. В некоторых пыльниках сливается бо́льшая часть протопластов тапетума, образуя ложный периплазмодий (рис. 2, *3*). Тапетальные ядра у этого вида довольно крупные, но мельче микроспор, и они быстро лизируются.

Вместе с тем следует отметить, что и у *A. humifusa*, и у *A. odorata* в некоторых пыльниках тапетум секреторный без реорганизации: оболочки тапетальных клеток лизируются, но выпячивание протопластов незначительно, слияния их друг с другом также не наблюдается.

У *Galium verum* в большинстве пыльников к концу мейоза происходит растворение оболочек клеток тапетума, а в дальнейшем — небольшое выпячивание протопластов в полость микроспорангия с сохранением ими в остальном изначального положения, т. е. тапетум секреторный без реорганизации. В некоторых пыльниках у этого вида после мейоза происходит слияние протопластов в ложный периплазмодий.

У *Asperula setosa* и *Galium palustre* в некоторых пыльниках тапетум секреторный с реорганизацией в амебоидный, но чаще секреторный без реорганизации (с растворением клеточных оболочек и слабым выпячиванием протопластов в полость пыльцевого гнезда).

У *Galium boreale* иногда наблюдается слияние (после мейоза) двух или нескольких протопластов, хотя бо́льшая их часть остается изолированной, выпячивание протопластов незначительное. Таким образом, у этого вида в большинстве пыльников тапетум секреторный без реорганизации.

У *Galium cruciata*, по данным Juel (1915), который исследовал этот вид фрагментарно (строение тапетума), наблюдается сильное выпячивание клеток в полость микроспорангия, но слияние тапетальных клеток при этом не происходит. Согласно нашим исследованиям, у данного вида клетки тапетума и их ядра очень крупные (ядра часто с 2—3 ядрышками), заполняющие значительную часть полости пыльцевого гнезда. Оболочки клеток тапетума лизируются в конце мейоза, но протопласты сохраняют свое положение, т. е. не образуют крупных выпячиваний в полость микроспорангия. Таким образом, у этого вида тапетум секреторный без реорганизации.

У видов *Asperula molluginoides*, *Asperula prostrata*, *Galium uliginosum* оболочки тапетальных клеток лизируются после мейоза, протопласты слегка выпячиваются в полость пыльцевого гнезда, но не сливаются между собой и остаются в постенном слое. В период роста микроспор и формирования ими плотной оболочки происходит интенсивная секреция питательных веществ из тапетума в полость микроспорангия, в результате чего осуществляется очень быстрый распад клеток тапетума: к моменту митотического деления микроспоры от клеток тапетума остаются лишь небольшие деструктурированные остатки. У *Asperula setosa*, *Galium boreale*, *G. cruciata*, *G. palustre* и *G. verum* распад клеток тапетума также происходит в период интенсивного роста микроспор. Раннее растворение клеточных оболочек, как правило, предшествующее реорганизации, по-видимому, свидетельствует о тенденции к реорганизации тапетума у вышеупомянутых представителей семейства.

У *Macrosphyra longistyla*, *Tricalysia reticulata*, *Fadogia cienkowskii*, *Octodon setosum*, видов родов *Ixora*, *Borreria* клеточное строение тапетума сохраняется более длительное время. У этих видов интенсивная секреция питательных веществ в полость микроспорангия начинается после обособления микроспор, в фазу их роста и формирования оболочки. С этого времени у *Macrosphyra longistyla*, *Tricalysia reticulata*, *Fadogia cienkowskii*, *Octodon setosum* и видов родов *Borreria* и *Ixora* отчетливо видны орбикулы (тельца Убиша) на внутренней и антиклинальных стенках клеток тапетума.

Таким образом, среди мареновых имеются представители с разными формами секреторного без реорганизации тапетума: 1) с ранним растворением клеточных оболочек (в конце мейоза), незначительным выпячиванием протопластов в полость пыльцевого гнезда, но с сохранением ими пристенного положения; без тапетальной пленки с орбикулами, с быстро лизирующимся тапетумом, к моменту формирования двуклеточной пыльцы сохраняются лишь небольшие деструкту-

рированные остатки цитоплазмы тапетума (*Asperula molluginoides*, *Galium uliginosum* и др.); 2) с длительно сохраняющейся клеточной структурой тапетума даже до фазы двуклеточной пыльцы; с формированием тапетальной пленки с орбикулами; лизисом клеток тапетума при завершении процессов формирования пыльцевых зерен незадолго до вскрывания пыльника (*Fadogia cienkowskii*, *Macrosphyra longistyla* и др.). Нам представляется целесообразным различать эти две формы секреторного без реорганизации тапетума и первый из них классифицировать как секреторный с тенденцией к реорганизации, а за вторым сохранить название секреторного без реорганизации. Раннее растворение клеточных оболочек тапетума в первом случае явно свидетельствует о наблюдающейся тенденции к реорганизации.

Средний слой образуется в результате периклинальных делений вторичного париетального слоя. У видов родов *Asperula*, *Galium*, *Borreria*, *Phuopsis stylosa*, *Octodon setosum* и *Macrosphyra longistyla* на небольших участках около стыков гнезд парных микроспорангиев средний слой представлен одним рядом клеток (рис. 1, *1—3*; 2, *1—4*), у *Fadogia cienkowskii* и на значительном протяжении стенки пыльника у *Macrosphyra longistyla* средний слой 2 (3)-рядный (Андронова, 1972, 1975), у видов рода *Ixora* тоже 2 (3)-рядный, у *Tricalysia reticulata* — 3 (4)-рядный (рис. 3, *1—3*). У видов, характеризующихся 4-слойной стенкой пыльника, средний слой недолговечен. У мареновых с несколькими средними слоями последние жизнедеятельны более длительное время и разрушаются позднее. Так, у *Fadogia cienkowskii* (Андронова, 1972) и видов рода *Ixora* средние слои разрушаются во время созревания пыльцы и в момент вскрывания пыльника отсутствуют. У *Macrosphyra longistyla* (Андронова, 1975) и *Tricalysia reticulata* (представители трибы *Gardenieae*) в зрелом пыльнике сохраняются 1—3 средних слоя и в них формируются фиброзные утолщения (рис. 4, *3*).

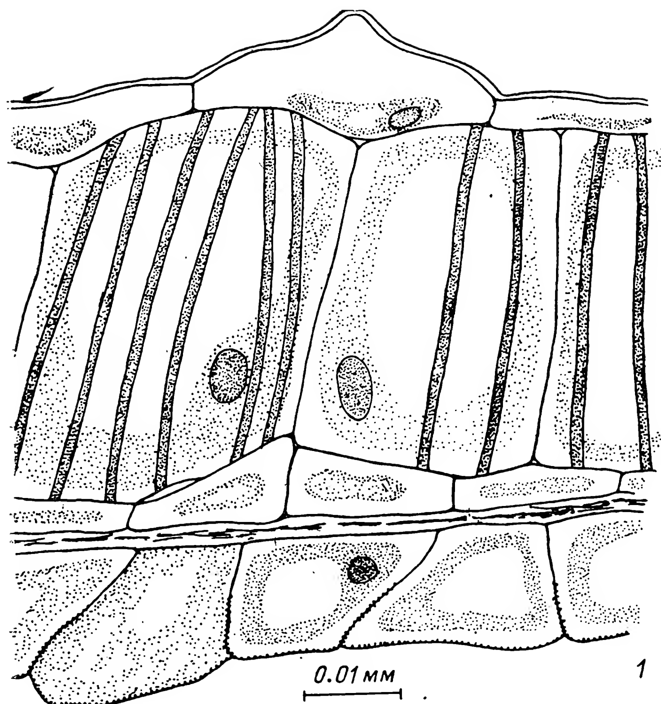
Эндотеций образуется в результате периклинального деления вторичного париетального слоя. Клетки эндотеция длительное время жизнедеятельны. При созревании пыльцы на оболочках клеток эндотеция формируются радиальные фиброзные утолщения (рис. 2, *5*; 4, *1—4*). Последние образуются и на оболочках клеток связника, расположенных с внутренней стороны микроспорангия. В результате фиброзные слои полностью окружают пыльцевое гнездо, исключая небольшие участки в местах вскрывания пыльника. При этом у видов с небольшим связником (*Octodon setosum*, *Phuopsis stylosa*, виды родов *Borreria*, *Asperula* и *Galium*) фиброзные утолщения развиваются в одном слое клеток связника, а у видов с крупным связником — в нескольких (у *Tricalysia reticulata* — 1—2 слоях, у видов рода *Ixora* и *Fadogia cienkowskii* — в 2—3, у *Macrosphyra longistyla* — в 4—5 слоях — Андронова, 1972, 1973, 1975, 1978).

Эпидерма присутствует в зрелом пыльнике у всех исследованных видов, лишь у *Macrosphyra longistyla*, *Asperula odorata* и у видов рода *Ixora* клетки ее сохраняются лишь на небольших участках стенки пыльника.

Итак, перед вскрыванием стенка пыльника представлена 2 слоями клеток (эпидермой и эндотецием) у *Fadogia cienkowskii*, *Octodon setosum*, *Phuopsis stylosa* и видов родов *Borreria*, *Galium*, 1—2 слоями клеток — у видов *Asperula* (у большинства видов этого рода 2 слоя) и видов рода *Ixora*, 2—5 слоями (частично эпидерма, эндотеций, 1—3 средних слоя) — у *Macrosphyra longistyla* и 3—5 слоями (эпидерма, эндотеций, 1—3 средних слоя) — у *Tricalysia reticulata*.

Микроспорогенез. Микроспороциты у изученных мареновых располагаются обычно двумя (*Octodon setosum*, некоторые виды рода *Borreria*, все — *Galieae*) или несколькими продольными рядами (*Fadogia cienkowskii*, *Tricalysia reticulata*, виды рода *Ixora*). У *Macrosphyra longistyla* микроспороциты располагаются, как правило, в один ряд (Андронова, 1975).

Редукционное деление у всех изученных представителей семейства протекает нормально (рис. 3, *4—7*; 5, *1—6*), цитокинез симультанного типа, который характерен для всего семейства (Fagerlind, 1937; Raghavan, Srinivasan, 1941; Ramam, 1954; Dublin, 1957; Farooq, 1958, 1959, 1960, и др.). Взаимное расположение веретен во время второго деления мейоза может быть перпендикулярным, наклонным или параллельным. Во время мейоза микроспороциты покры-



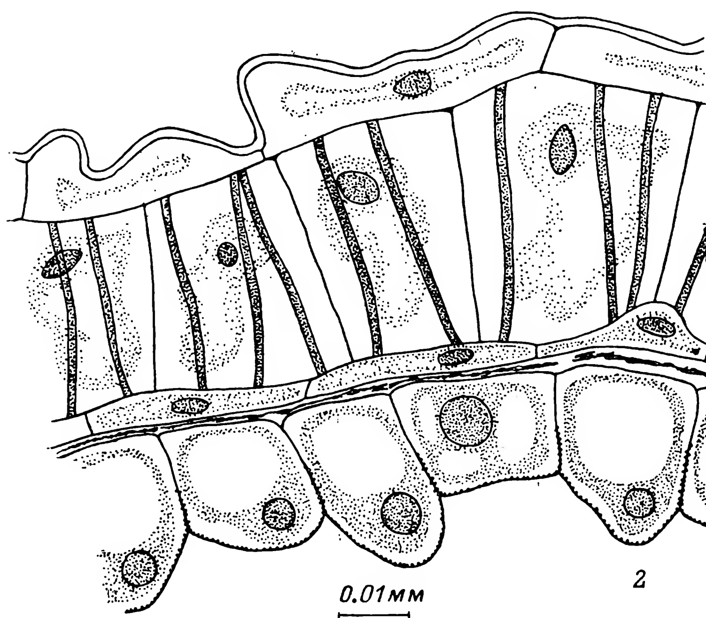


Рис. 4. Стенка пыльника с фиброзными утолщениями у *Fadogia cienkowskii* (*1*), *Macrosphyra longistyla* (*2—3*), *Galium boreale* (*4*).

ваются каллозными оболочками. Расположение микроспор в тетрадах сильно варьирует у разных видов: тетрады микроспор тетраэдрические или крестообразные у *Macrosphyra longistyla*, у видов рода *Borreria*; тетраэдрические или изобилатеральные у *Fadogia cienkowskii*, *Phuopsis stylosa*, *Asperula setosa*, *Galium verum*; тетраэдрические, крестообразные, изобилатеральные или ромбоидальные у *Octodon setosum*, *Asperula odorata*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*; тетраэдрические, ромбоидальные или крестообразные у *Tricalysia reticulata*, *Asperula*

0.01мм

3

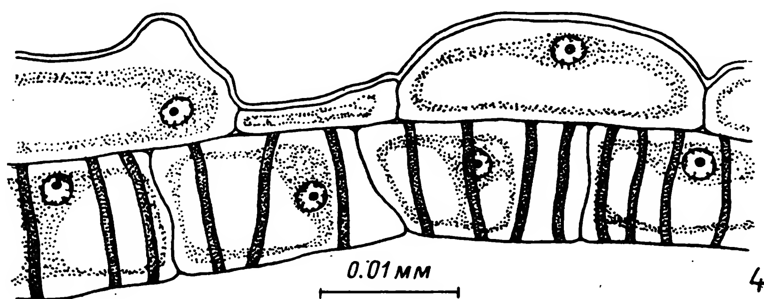


Рис. 4 (*продолжение*).

molluginoides, *A. prostrata*; тетраэдрические, изобилатеральные или крестообразные у *Asperula humifusa*, *Galium boreale*, *G. cruciata* (Андронова, 1972, 1973, 1975, 1978).

Развитие пыльцы у большинства изученных видов протекает без отклонений. Лишь у *Asperula odorata* иногда наблюдаются небольшие нарушения митотического деления (Андронова, 1978). Строение зрелой пыльцы ранее изучали у *A. odorata* (Schürhoff, 1926) и у *Galium verum* (Schnarf, 1937; Dufau, 1961); по данным этих исследований у обоих видов пыльца трехклеточная. У исследованных нами видов обнаружена и двуклеточная пыльца (*Macrosphyra longistyla*, *Tricalysia reticulata*, *Octodon setosum* (рис. 5, 7), *Asperula odo-*

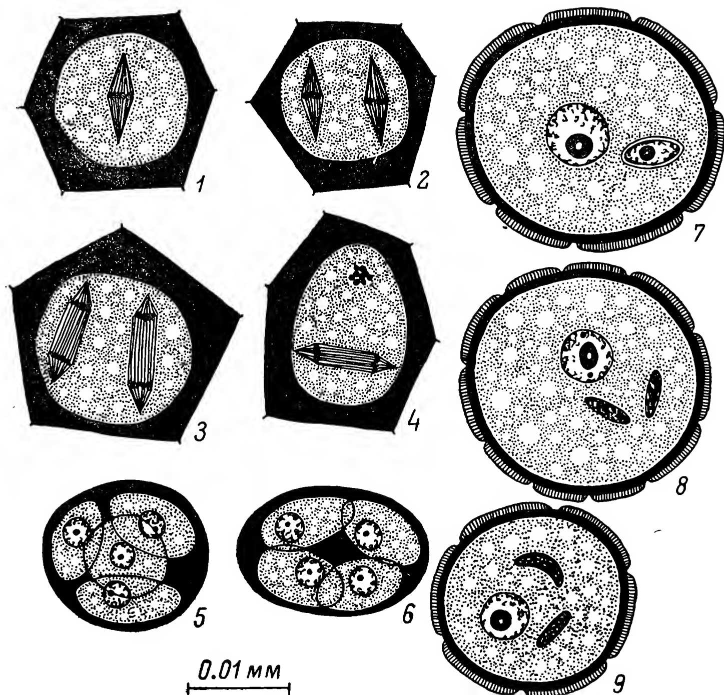


Рис. 5. Микроспорогенез и строение пыльцы у мареновых.

Редукционное деление у *Galium boreale* (*1—2*) и *Octodon setosum* (*3—4*); тетрады микроспор у *Phuopsis stylosa* (*5—6*); пыльца у *Octodon setosum* (*7*), *Phuopsis stylosa* (*8*), *Galium boreale* (*9*).

rata, *A. molluginoides*, виды родов *Ixora* и *Borreria*), и трехклеточная (*Fadogia cienkowskii*, *Asperula humifusa*, *A. setosa*, *Phuopsis stylosa*, *Galium palustre*, *G. boreale*, *G. uliginosum* — рис. 5, *8*, *9* — (Андронова, 1972, 1973, 1975, 1978)).

Проведенное исследование мужских эмбриональных структур у представителей семейства мареновых подтверждает литературные данные о центробежном формировании стенки пыльника (по типу двудольных), симультанном типе цитокинеза и о дву- и трехклеточных зрелых пыльцевых зернах (Faber, 1912; Schürhoff, 1926; Fagerlind, 1937; Mendes, 1950; Ramam, 1954, и др.). Вместе с тем полученные нами результаты существенно дополняют эмбриологическую характеристику семейства. Во-первых, до наших исследований (Андронова, 1975) у представителей сем. *Rubiaceae* не отмечали наличия в пыльниках плацентоидов. Во-вторых, установлено неравномерное развитие микроспорангиев у *Fadogia cienkowskii*. В-третьих, в дополнение к описанному для семейства секреторному типу тапетума у *Asperula humifusa* обнаружен секреторный тапетум с последующей реорганизацией его в виде ложного периплазмодия, у *A. odorata* (и иногда у *A. setosa* и *Galium palustre*) — секреторный с реорганизацией в амебоидный. В-четвертых, выявлены различия в функционировании секреторного без реорганизации тапетума: 1) длительное сохранение клеточной структуры тапетума с образованием тапетальной пленки с орбикулами (у *Fadogia cienkowskii*, *Macrosphyra longistyla* и др.); 2) раннее растворение (к концу мейоза) клеточных оболочек тапетума, но с сохранением протопластами постенного положения и без значительных выпячиваний протопластов в полость микроспорангия. По-видимому, последний тип тапетума следует классифицировать как секреторный с тенденцией к реорганизации.

Исходным типом тапетума в семействе, очевидно, является секреторный без реорганизации. Об этом свидетельствует, во-первых, отсутствие реорганизации тапетума у большинства представителей семейства; во-вторых, формирование секреторного без реорганизации тапетума (с образованием тапетальной пленки с орбикулами) у монотипного рода (*Macrosphyra*) из трибы *Gardenieae* — наиболее древней, по мнению J. Hutchinson (1969), трибы семейства

(относительная древность ее подтверждается и эмбриологическими данными: крупный связник, часто многослойная стенка пыльника, двуклеточная пыльца — Brewbaker, 1967, и др.); в-третьих, формирование секреторного тапетума с реорганизацией в ложный периплазмодий (*Asperula humifusa*) и амебоидный тапетум (*A. odorata*) у представителей *Galieae*, наиболее молодой (Hutchinson, 1969) трибы семейства, что также подтверждается данными эмбриологии: незначительно развитый связник, 4-слойная стенка пыльника, часто трехклеточная пыльца. Кроме того, у многих представителей *Galieae* наблюдается тенденция к реорганизации тапетума (у видов *Asperula molluginoides*, *Asperula prostrata*, *Galium cruciata*, *G. uliginosum*) либо тапетум находится на переходной стадии между секреторным с тенденцией к реорганизации и секреторным с реорганизацией (*Asperula setosa*, *Galium palustre*, *G. verum*, *G. boreale*). Таким образом, в целом для этой продвинутой в эволюционном плане трибы характерна тенденция к реорганизации тапетума. Вышеизложенное дает основание считать, что эволюция тапетума в семействе идет в сторону реорганизации, а первичным типом тапетума в семействе является секреторный без реорганизации.

В процессе работы автору неоднократно приходилось пользоваться советами и консультациями М. С. Яковлева и О. П. Камелиной, за что приношу им искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Андронова Н. Н. (1972). К эмбриологии *Fadogia cienkowskii* Schweinf. — Бот. журн., т. 57, № 7. — *Андронова Н. Н.* (1973). К эмбриологии *Octodon setosum* Hiern. (*Rubiaceae*). — Бот. журн., т. 58, № 9. — *Андронова Н. Н.* (1975). Спорогенез и развитие гаметофитов у *Macrosphyra longistyla* (DC.) Hook. fil. (*Rubiaceae* Juss., *Gardenieae* DC.). — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 80, № 2. — *Андронова Н. Н.* (1978). Спорогенез и развитие гаметофитов у *Asperula odorata* L. (*Rubiaceae* Juss., *Galieae* Dumort.). — Бот. журн., т. 63, № 3. — *Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С.* (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. — Бот. журн., т. 48, № 8. — *Камелина О. П.* (1977). Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Dipsacaceae* и сем. *Morinaceae*. — Автореф. канд. дис. Л. — *Камелина О. П.* (1978). Тапетум у ворсянковых (*Dipsacaceae*) и классификация типов тапетума у покрытосеменных. — Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л. — *Камелина О. П.* (1980). Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. М.; Л.: Наука. — *Камелина О. П.* (1981). Пыльник. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука. — *Линчевский И. А.* (1958). Род *Phuopsis* (Griseb.) Hook. f. — В кн.: Флора СССР, т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Магешвари П.* (1954). Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностр. лит. — *Победимова Е. Г.* (1958). Род *Galium* L. — В кн.: Флора СССР, т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Победимова Е. Г., Шишкин Б. К.* (1958). Род *Asperula* L. (секции *Cruciana* Gris., *Trichocarpae* Pobed., *Brachyanthae* Pobed., *Sherardiana* DC.). — В кн.: Флора СССР, т. 23. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т.* (1975). Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука. — *Brewbaker J. L.* (1967). The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. — Amer. J. Bot., vol. 54, № 9. — *Davis G. L.* (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. — *Dublin P.* (1957). Biologie floral du *Coffea* Dewevrei de Wild race *excelsa* A. Chevalier, p. 1. Microsporogénèse et étude du gametophyte male. — Agron. Trop., vol. 12, № 5. — *Dufau O.* (1961). Structure cytologique du pollen de quelques angiospermes. — Rev. Gen. Bot., vol. 68, № 801. — *Faber F.* (1912). Morphologisch-Physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. — Annal. Jard. Bot. Buitenzorg, sér. 2, Bd 10. — *Fagerlind F.* (1937). Embryologische, zytologische und Bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani, Bd 11, № 9. — *Farooq M.* (1958). The embryology of *Oldenlandia corymbosa*. — J. Ind. Bot. Soc., vol. 37, № 3. — *Farooq M.* (1959). The embryology of *Borreria hispida* K. Schum. (=*Spermacoce hispida* Linn.) (*Rubiaceae*) — a reinvestigation. — J. Ind. Bot. Soc., vol. 38, № 2. — *Farooq M.* (1960). The embryology of *Galium asperifolium* Wall. — J. Ind. Bot. Soc., vol. 39, № 2. — *Hofmeister W.* (1858). Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. Wiss. Bot., Bd 1. — *Hutchinson J., Dalziel J.* (1931—1936). Fam. *Rubiaceae*. — In.: Flora of west tropical Africa, 2. London. — *Hutchinson J.* (1969). Evolution and phylogenie of flowering plants, 24. London; New York: Acad. Press. — *Juel H. O.* (1915). Untersuchungen über die Auflosung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Jahrb. Wiss. Bot., Bd 56. — *Lloyd F. E.* (1902). The comparative morphology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torrey Bot. Club, vol. 8. — *Mendes A. J. T.* (1950). Observaçoes citologicas em *Coffea*. 15. Microsporogenese em *Coffea arabica* L. — Bragantia, vol. 10, № 3. — *Raghavan T. S., Srinivasan A. R.* (1941). Studies in *Rubiaceae*. II. *Spermacoce hispida* Linn., *Guettarda speciosa* Linn and some cytomorphological considerations. — Proc. Ind. Acad. Sci., B, vol. 14, № 4. — *Ramam S. S.* (1954). Gametogenesis and fertilization of *Stephygyne parviflora*. — Agra Univ. J. Res., vol. 3, № 2. — *Schnarf K.* (1937). Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen. — Planta, vol. 27,

№ 4. — *Schürhoff P. N.* (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, Bd 9. — *Vesque J.* (1878). Développement du sac embryonnaire des angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 6, vol. 6.

Калининградский государственный университет. Получено 6 IX 1982.

SUMMARY

The structure of the anther, microsporogenesis, and pollen development of the *Rubiaceae* species studied are in general typical for the family. Some representatives of the family show certain peculiar features of the anther structure, that add to the cytoembriological characteristics of the *Rubiaceae*. Abaxial microsporangia in *Fadogia cienkowskii* are longer than adaxial ones, and are curved above the stigma. Reorganisation of the secretory tapetum into false periplasmodium and amoeboid tapetum is observed in some species of the *Galieae*. Differences in the functioning of secretory non-reorganised tapetum are established. The initial tapetum type in the family is apparently the secretory non-reorganised type.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.48 : 631.175 : 582.542.1

Р. Е. Левина, Л. С. Сытина

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *BROMOPSIS INERMIS* (*POACEAE*)

R. E. LEVINA, L. S. SYTINA. SEED PRODUCTIVITY IN *BROMOPSIS INERMIS* (*POACEAE*)

Изучена семенная продуктивность костреца безостого в природной популяции и в культуре (на делянках). Основное внимание уделялось определению потенциальной и реальной семенной продуктивности и факторам, обусловливающим разрыв между этими показателями.

Bromopsis inermis широко известен как ценный кормовой злак, весьма распространенный в природе и используемый в луговодстве, полевом травосеянии, при закреплении оврагов. Помимо высоких кормовых достоинств (Ларин и др., 1950—1951), кострец безостый отличается высокой зимостойкостью, засухоустойчивостью и урожайностью; хорошо отрастает, устойчив к затоплению и вытаптыванию (Русько, Шкиря, 1978). Разносторонняя биологическая характеристика костреца безостого дана В. Н. Егоровой (1980).

В агрономической литературе семенная продуктивность костреца безостого трактуется как урожайность семян при различных условиях возделывания, что вполне отвечает требованиям семеноводства трав. В наших исследованиях, вслед за Т. А. Работновым (1950), семенная продуктивность (СП) рассматривается как биологическая характеристика вида, одна из сторон его генеративного периода. Мы ставили 2 задачи: выявить степень вариабельности различных элементов СП под влиянием экологических факторов и установить основные причины, определяющие разрыв между потенциальной и реальной СП, постоянно наблюдаемый в природе.

Условия и методика исследования

Материал получен на агробиостанции Ульяновского педагогического института, расположенной в 10—12 км к юго-западу от г. Ульяновска на двух соседних участках: в центральной части поймы р. Свияги и на высокой надпойменной террасе. Пойменный участок довольно регулярно затопляется; почва его — пойменная дерновая на глинистых наносах с хорошо выраженным горизонтом зернистой структуры. Почва террасного участка — чернозем обыкновенный среднемощный среднегумусный суглинистый, структура комковато-зернистая.

Исследования проводили на протяжении 6 лет — с 1973 по 1978 г., небольшой материал (только в природной популяции) собран в 1980 г. Эти годы были разными по метеорологическим условиям (табл. 1).

Суммарное годовое количество осадков в 1974—1976 гг. было намного ниже нормы; особенно засушливым и жарким был 1975 г., причем дефицит влаги возник уже в августе—декабре 1974 г. Однако по распределению осадков 1974 г. можно считать благоприятным: май—июль были близки к норме, а осадки в апреле более чем вдвое превысили норму, возместив их дефицит в январе—марте. Необычно влажным был 1978 г. Дожди в июне и июле превысили полугодовую норму осадков.

ТАБЛИЦА 1

Метеорологические условия в годы исследования

Год	Месяц I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Среднегодовая
	Температура воздуха (°С)												
	Норма												
	−13.2	−12.8	−6.8	4.2	12.6	17.7	19.7	17.7	11.5	3.8	−4.8	−10.1	3.4
	Отклонение от нормы												
1973	−1.5	+5.5	+2.4	+4.6	+1.2	+1.4	−2.5	−0.8	−3.8	−0.8	+1.5	+4.5	+0.9
1974	−1.7	+5.0	+5.5	+0.4	+1.0	−0.9	+0.7	−1.1	+1.4	+4.2	+3.6	+2.8	+1.7
1975	+6.0	+1.3	+5.9	+7.6	+3.8	+1.6	+0.9	−1.5	+2.5	−1.6	+0.1	+3.2	+2.4
1976	−0.2	−4.5	−3.9	+1.1	−0.1	−1.3	−3.3	−0.6	−1.8	−7.2	+0.5	0.0	−1.8
1977	−4.6	+0.8	+4.2	+2.6	+3.3	+1.3	−0.1	−1.0	−1.1	−2.6	+3.9	−1.1	+0.4
1978	+5.4	+0.1	+4.3	−0.9	−0.9	−3.2	−2.6	−1.4	−0.6	−0.7	+2.9	−6.3	−0.1
	Осадки (мм)												
	Норма												
	23	19	22	24	42	48	54	54	42	36	34	28	426
	Отклонение от нормы												
1973	−14.6	+5.6	−6.7	−6.9	+2.3	−21.3	+16.7	−24.3	+3.0	+21.5	−24.7	−1.9	−49.9
1974	−15.0	−9.4	−10.2	+25.9	−1.7	−3.2	+5.1	−11.4	−42	−30.9	−21.9	−14.4	−129.1
1975	−16.7	−5.6	+2.4	−19.7	−34.8	−10.0	−2.7	−18	−29.2	−12.7	−23.4	+2.7	−167.7
1976	+23.1	−13.6	−21.2	−12.1	+6.8	+7.2	+2.6	−28.8	−26.0	−17.4	−24.0	−18.3	−121.7
1977	−14.7	+2.5	−4.8	−5.7	−13.1	+43.6	+10.9	+0.3	−6.9	+12.0	−26.0	+20.1	+18.2
1978	+2.9	+13.7	−9.8	+10.3	+6.9	+74.3	+56.8	−5.1	+60.8	+17.7	−18.4	−4.4	+205.7

На невозделываемых участках агробиостанции — на террасе и ее склонах — кострец безостый довольно обилен. Собранные в этой популяции семена были высеяны на делянках в питомнике одновременно в пойме и на террасе. Площадь делянок 1.5×2 м; посев рядовой, через 25 см, в двух повторностях, произведен в 2 срока: в апреле и в сентябре 1973 г. Растения весеннего срока посева цвели в первый год вегетации, а осеннего в 1974 г. только вегетировали, а зацвели в 1975 г. Таким образом, в питомнике мы изучали СП растений разного возраста — от 1-го до 6-го года цветения. Возраст растений, метеорологические условия и биотические факторы (вредители и болезни), меняющиеся из года в год, составляют комплекс разногодичных условий, которые сказываются на СП. Существенно влияли на нее и различия условий произрастания в пойме и на террасе.

Чтобы выяснить влияние культуры на СП, ежегодно собирали материал и в природной популяции (на террасе). Поскольку изучаемый вид является перекрестноопыляемым анемофилом, естественно предположить, что успешность опыления зависит от густоты стояния генеративных побегов (аналогичные указания имеются и в литературе). Исходя из этого, в природной популяции различали участки с разреженными генеративными побегами (не более 20 на 1 м^2; в дальнейшем — «разреженная популяция») и обильными (50 и более на 1 м^2 — «плотная популяция», сходная по этому признаку с делянками).

Таким образом, вариантами опыта, по которым ежегодно материал собирали раздельно, были делянки разных сроков посева на террасе и в пойме и 2 варианта в природной популяции. За все годы исследования анализировали данные по 31 варианту.

Единицей учета был принят генеративный нобег; элементами СП — число колосков в метелке, цветков в колоске и зерновок в колоске. Произведение средних величин двух первых элементов составляет потенциальную семенную продуктивность (ПСП) побега, а произведение средних чисел колосков в метелке и зерновок в колоске дает реальную семенную продуктивность (РСП)

побега. Вычисляли также отношение РСП к ПСП, которое мы называем коэффициентом продуктивности ($K_{пр}$). Этот показатель может колебаться в очень больших пределах, поэтому он служит индикатором «благополучия» семенного размножения в тех или иных конкретных условиях.

Генеративные побеги собирали в фазе восковой (реже молочно-восковой) спелости, чтобы избежать осыпания колосков. Основной объем выборки по каждому варианту — 100 побегов, реже — более 100 и в 8 случаях (из 31) — менее 100 (от 40 до 70). Объем выборки колосков — 200—300 (за редким исключением); при этом колоски брали из нижнего, среднего и верхнего ярусов метелок как среднюю пробу из всей выборки побегов. При подсчете цветков верхний бесплодный цветок колоска исключали. Число цветков и зерновок в колоске подсчитывали одновременно. Наряду с подсчетом очень часто зарисовывали схему колоска, в которой обозначали зерновки и бесплодные цветки. Эти схемы дали возможность установить зависимость плодоносности (озерненности) цветка от его положения в колоске.

Большое внимание уделяли анализу бесплодных и поврежденных цветков и зерновок. Обычно такие цветки особо отмечали в схеме колоска. Полноценность семян определяли путем проращивания и взвешивания.

Результаты и их обсуждение

Некоторое представление об объеме полученного материала дают суммарные выборки, показанные в табл. 2—4. Из данных этих таблиц видно, что наименее вариабельным элементом СП является число цветков в колоске (самый низкий коэффициент вариации); достаточно устойчиво и число колосков в метелке, но очень велик размах колебаний числа зерновок в колоске.

Попутно отметим, что полностью озерненные колоски являются исключением: за период с 1973 по 1977 г. они составили 3.67%; в самом благополучном по озерненности 1976 г. — 7.63% (из 1200 колосков). В подавляющем большинстве случаев полностью озерненными бывают мелкие колоски — 4—6-цветковые.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика элементов семенной продуктивности *Bromopsis inermis* (сводные данные за 1973—1980 гг.)

Элементы семенной продуктивности	Суммарный объем выборки	Размах колебаний[3]			Общая средняя
		x_i	$\bar{x}$	cv, %	
Число колосков в метелке	2911[1]	8 ÷ 106	29.05 ÷ 63.75	24.31 ÷ 40.71	37.85
Число цветков в колоске	7128[2]	3 ÷ 13	5.43 ÷ 8.07	16.12 ÷ 31.59	6.45
Число зерновок в колоске	6928[2]	0 ÷ 9	0.16 ÷ 4.42	27.69 ÷ 274.19	2.34

[1] Число генеративных побегов.
[2] Число колосков.
[3] x_i — отдельная варианта; $\bar{x}$ — арифметическая средняя по каждому варианту опыта; cv, % — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность генеративного побега *Bromopsis inermis* (сводные данные за 1973—1980 гг.)

Показатели	Размах колебаний	Общая средняя
Потенциальная семенная продуктивность	167.33—427.13	244.13
Реальная семенная продуктивность	7.69—281.78	88.57
Коэффициент продуктивности (РСП/ПСП), %	2.54—68.70	36.28

ТАБЛИЦА 4

Влияние разногодичных условий на семенную продуктивность *Bromopsis inermis*

Год исследования	Число вариантов опыта	Суммарная выборка генеративных побегов за год	Показатели продуктивности					
			ПСП		РСП		$K_{пр}$	
			средняя за данный год	отклонение от общей средней	средняя за данный год	отклонение от общей средней	за данный год	отклонение от общей средней
1974	4	350	264.86	+20.73	106.16	+17.59	40.08	+3.80
1975	6	500	238.88	—5.25	92.02	+3.45	38.52	+2.24
1976	6	600	202.02	—42.11	111.22	+22.65	55.05	+18.77
1977	4	400	228.82	—15.31	64.42	—24.15	28.15	—8.13
1978	6	628	252.25	+8.12	67.88	—20.69	26.91	—9.37

Степень вариабельности различных элементов СП характеризует также отношение максимальной средней к минимальной, равное для числа цветков в колоске 1.5, колосков в метелке — 2.2, а зерновок в колоске — 27.6. Разительное отличие последней цифры от первых двух легко объяснимо: основные факторы, определяющие РСП — ход опыления и вредители, не влияют на элементы потенциальной СП. Отношение максимальных и минимальных показателей СП отражает ту же закономерность: для ПСП оно равно 2.5, РСП — 36.6 и $K_{пр}$ — 27.0.

Объединяя данные по всем вариантам опыта за каждый год, мы определили влияние на показатели СП разногодичных условий (табл. 4); для выяснения роли условий произрастания, напротив, объединили данные за все годы по каждому местообитанию (табл. 5).

Из табл. 4 ясно, что уровни ПСП и РСП в один и тот же год не только не совпадают, но могут различаться очень резко, например в 1976 и 1978 гг. (ср. отклонения от общих средних).

Сопоставление табл. 4 и 1 позволяет заключить, что уровень ПСП определяется метеорологическими факторами, в частности количеством осадков в апреле. По-видимому, благодаря апрельским дождям (более, чем вдвое, выше нормы) в 1974 г. показатели ПСП были самыми высокими. В 1978 г. были выше среднего и осадки в апреле, и уровень ПСП. Самая низкая ПСП в 1976 г. несомненно была вызвана резко засушливой осенью 1975 г. и дефицитом осадков в феврале—апреле 1976 г. Аналогичное неблагоприятное распределение осадков имело место и в вегетационный сезон 1977 г. (табл. 1), который также характеризуется низким уровнем ПСП.

ТАБЛИЦА 5

Семенная продуктивность *Bromopsis inermis* в различных условиях произрастания (данные 1974—1978 гг.)

Условия произрастания	Суммарная выборка генеративных побегов	Показатели продуктивности					
		ПСП		РСП		$K_{пр}$	
		средняя по местообитанию	отклонение от общей средней	средняя по местообитанию	отклонение от общей средней	в данном местообитании	отклонение от общей средней
Пойма, питомник	770	273.52	+29.39	134.38	+45.91	49.17	+12.89
Терраса, питомник	783	198.94	—45.19	91.33	+2.76	45.91	+9.63
Природная популяция							
плотная	460	256.0	+11.87	63.48	—25.09	24.80	—11.48
разреженная	465	213.21	—30.92	37.59	—50.28	17.63	—18.65

Среди факторов, определяющих уровень РСП, решающую роль играет обилие вредителей, поражающих цветки и плоды. Немаловажен и характер погоды в период цветения, особенно для анемофилов.

Из вредителей костреца безостого чаще других встречались трипсы: так, в 1974 г. ими были поражены 65% всех бесплодных цветков. Из других видов отмечены гусеницы обыкновенной зерновой совки, личинки костровой мухи и кострового комарика. От 1 до 3% бесплодных цветков содержали склероции спорыньи (Сытина, 1981).

Слабо поражались цветки и зерновки в 1976 г., в котором были наиболее высокими показатели РСП и $K_{пр}$ при самом низком уровне ПСП (табл. 4). Следствием высокого обилия вредителей в 1975, и особенно в 1977 и 1978 гг., являются низкие показатели РСП в эти годы (табл. 4). Вместе с тем надо отметить, что 1977 и 1978 гг. были неблагоприятными и по метеорологическим условиям: обильные июньские дожди (табл. 1) мешали нормальному опылению костреца безостого, цветущего в июне.

Мы рассмотрели зависимость РСП, или иначе озерненности цветков, от экологических условий. Некоторые наши наблюдения говорят и о значении эндогенных факторов, влияющих на озерненность. Анализ схем колоска, на которых мы обозначали зерновки и бесплодные цветки, показал, что положение цветка в колоске существенно сказывается на его озерненности.

Материал трех лет (1974, 1975 и 1978) дал следующие цифры: озерненность всех цветков колоска в среднем за 3 года — 40.5%; второго цветка снизу — 53.7, среднего — 44.0 и первого цветка сверху (не считая конечного бесплодного) — 13.8%. Более полные цифровые данные приводит Л. С. Сытина (1981).

Влияние условий произрастания на семенную продуктивность костреца безостого отражено в табл. 5. Все показатели СП, особенно уровень РСП, значительно выше в пойме по сравнению с различными условиями произрастания на террасе. Преимущество поймы легко объяснимо, если учесть мезофильность исследуемого вида и континентальность климата Ульяновской обл. с нередкими засухами.

Показатели СП в питомнике и природных популяциях на террасе неодинаковы. В среднем ПСП в природных популяциях (особенно в плотной) выше, чем в питомнике, но в разные годы соотношение показателей меняется. РСП и $K_{пр}$ во все годы и в среднем значительно выше в питомнике; в природных популяциях эти показатели гораздо выше в плотной по сравнению с разреженной. Различия в уровне РСП несомненно вызваны разной плотностью генеративных побегов во всех трех вариантах опыта. Так, в питомнике на террасе число генеративных побегов на 1 м в среднем (за 3 года) — 234, в природных популяциях в плотной — от 50 до 100, в разреженной — до 20.

Показатели РСП в табл. 5 убедительно подтверждают высказанное А. Н. Пономаревым (1964 : 132) положение: «эффективное ветровое опыление злаков ограничено короткими дистанциями».

Кострец безостый относится к злакам с порционным взрывчатым цветением (Пономарев, Турбачева, 1962), поэтому в пределах метелки вполне возможна гейтеногамия. Но специальные исследования показали, что автофертильность у этого вида (завязывание зерновок при изоляции соцветий) низкая — от 3 до 7%.

Показатели всхожести и массы семян костреца безостого даны в табл. 6. Полная всхожесть и энергия прорастания семян достаточно высокие: первая мало различается при осеннем и весеннем проращивании, а вторая выше весной (70.1 и 84.6% соответственно).

Все показатели полноценности семян несколько различаются в зависимости от местообитаний, заметно ниже они в природных популяциях (табл. 7).

Полноценность семян из природных популяций изучали только в 1974 г., но это был самый благоприятный по семенной продуктивности год (табл. 4). Между энергией прорастания и полновесностью семян имеется положительная корреляция (табл. 7).

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы:

ТАБЛИЦА 6

Всхожесть (%) и масса (г) 1000 семян *Bromopsis inermis*

Год сбора семян и местообитание	Сроки проращивания				Масса 1000 семян
	осень в год сбора		весна следующего года		
	полная всхожесть (за 30 дней)	энергия прорастания (за 7 дней)	полная всхожесть (за 30 дней)	энергия прорастания (за 7 дней)	
1974					
Пойма, питомник	91.0	82.5	92.0	91.0	4.280
Терраса, питомник	89.0	77.0	93.0	89.5	3.760
Природная популяция					
плотная	87.5	63.0	87.0	84.5	3.490
разреженная	87.5	58.0	82.0	73.5	3.400
1975					
Пойма, питомник	95.8	87.0	—	—	3.184
Терраса, питомник	90.2	90.0	—	—	3.221
1976					
Пойма, питомник	88.2	80.5	—	—	3.942
Терраса, питомник	92.2	78.5	—	—	3.748

Примечание. Семена урожая 1975 и 1976 гг. весной не проращивали.

ТАБЛИЦА 7

Всхожесть (%) и масса (г) семян *Bromopsis inermis* в различных местообитаниях

Местообитание	Полная всхожесть (за 30 дней)	Энергия прорастания (за 7 дней)	Масса 1000 семян
Пойма, питомник	91.7	83.3	3.802
Терраса, питомник	90.5	81.8	3.576
Природные популяции	87.5	60.5	3.495

1. Наименее вариабельным элементом СП *Bromopsis inermis* является число цветков в колоске, самым изменчивым — число зерновок в колоске. Промежуточное положение занимает число колосков в метелке.

2. Из показателей СП более устойчива по годам ПСП.

3. Наиболее высокие (как и низкие) показатели ПСП и РСП не совпадают по годам, так как потенциальная и реальная СП лимитируются различными экологическими факторами. На ПСП решающее влияние оказывают метеорологические условия — осадки предшествующих осени—зимы и апреля в год плодоношения. РСП определяется обилием вредителей цветков и семян, осадками в период цветения (обратная зависимость) и плотностью генеративных побегов на единицу площади (прямая зависимость).

4. Озерненность отдельных цветков зависит от их положения в колоске: самая высокая у нижних цветков, особенно у второго снизу, самая низкая — у первых цветков сверху (не считая конечного бесплодного).

5. Показатели СП значительно выше у растений, произрастающих в питомнике в пойме, по сравнению с популяциями в питомнике и природной на террасе. Средняя за 5 лет ПСП в питомнике на террасе ниже, чем в природных популяциях, а РСП — значительно выше. По уровню РСП природная плотная популяция почти вдвое превышает разреженную.

6. Всхожесть и энергия прорастания семян костреца безостого достаточно высоки в разные годы и в разных местообитаниях. Полная всхожесть при осеннем в год сбора и весеннем следующего года проращивании почти не различается; энергия прорастания выше весной. Энергия прорастания семян природных популяций ниже, чем у семян из питомника. Установлена положительная корреляция между энергией прорастания и полновесностью семян.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова В. Н. (1980). Костер безостый. — В кн.: Биологическая флора Московской области, т. 5. М.: Изд-во МГУ. — *Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Ларина В. К., Касименко М. А., Любская А. Ф.* (1950—1951). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. 1—2. М.; Л.: Сельхозгиз. — *Пономарев А. Н.* (1964). Цветение и опыление злаков. — Уч. зап. Пермск. унив., т. 114. — *Пономарев А. Н., Турбачева Т. П.* (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. — ДАН СССР, т. 146, № 6. — *Работнов Т. А.* (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, т. 6. — *Русько Н. П., Шкиря М. П.* (1978). Опыт возделывания костра безостого на семена. — Селекция и семеноводство, № 1. — *Сытина Л. С.* (1981). К изучению семенной продуктивности костра безостого (*Bromopsis inermis* Holub). I. Озерненность колоска. — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск: Изд-во Ульян. пед. инст.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Получено 5 X 1982.

УДК 581.524.44

Бот. журн., т. 69, № 11

В. С. Порфирьев

О ЦЕНОТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСАХ

V. S. PORFIRJEV. ON THE COENOTICAL TERRITORIAL COMPLEXES

По исследованиям автора в Волжско-Камском крае развито представление о ценотических территориальных комплексах (ЦТК) как категориях пространственного размещения единиц растительного покрова, рассмотрены характерные особенности их состава и структуры по данным анализа трех ландшафтных профилей, заложенных в Предкамье и Предволжье в области зонального контакта хвойных, смешанных и широколиственных лесов. Освещено значение ЦТК как объектов картографирования, показана их роль в экологическом синтезе ландшафтов.

В аспекте системного подхода (Берталанфи, 1969) все исследования по изучению, рациональному использованию и охране природных ресурсов связаны с территориями тех или иных биогеоценозов как многокомпонентных, сложных по составу единств, занимающих определенное место в сложении земной поверхности — в геосфере в целом (по: Сочава, 1978; А. Исаченко, 1980).

Ведущее значение в этих исследованиях имеет растительный покров, поскольку он непосредственно связан с ландшафтной сферой Земли через абиотические факторы, а режимы этих факторов косвенно обусловлены многообразием форм земной поверхности, поэтому особенности пространственной горизонтальной и вертикальной структур растительного покрова (Мазинг, 1969) в значительной мере определяются его ландшафтными связями.

При изучении структуры лесного растительного покрова выявляются ценотические территориальные комплексы — ЦТК (Порфирьев, 1974, 1977б), закономерно сопряженные с энтопическими (косвенно действующими) факторами (формы рельефа, почвы, состав материнских пород), а через них и со средообразующими прямодействующими факторами, постоянные по составу видов сочетания территориальных выделов экологических групп растительных ассоциаций — серий и циклов (Соколов, 1938, 1962; Порфирьев, 1960, 1964, 1970, 1972а, 1975). Серия объединяет коренную ассоциацию со всеми ее производными на биологически равноценных местообитаниях в пределах одного типа микроландшафта, характеризуясь сходным составом ведущих видов всех ярусов ее ценозов, кроме древостоя, который может быть различен по составу древесных пород; цикл представляет собой совокупность серий с общим доминирующим видом в одном из нижних ярусов (травяной, моховой, лишайниковый) лесных ценозов. Как пространственные единицы растительного покрова ЦТК связаны с ландшафтными категориями, отвечающими территориальным комплексам в смысле Д. Л. Арманда (1975), сформировавшимися в условиях ста-

новления и эволюции их биоты. Каждый ЦТК будучи связан с рельефом и почвами в пределах элементарных ландшафтов (в понимании С. Я. Соколова, 1940) занимает определенный территориальный выдел; тем самым ЦТК может быть использован при геоботаническом картографировании в качестве пространственной категории растительного покрова. Кроме того, ЦТК могут быть использованы как единицы геоботанического районирования в пределах округов и их подразделений (Порфирьев, 1970, 1974, 1977б). ЦТК могут представлять интерес как объекты картографирования в свете понятий, разработанных В. Б. Сочавой (1972, 1979) и его школой (прежде всего Т. И. Исаченко, 1969). ЦТК — это синтетические единицы, совмещающие в себе одновременно фитоценомеры, т. е. совокупности разных ассоциаций и их объединения (классы, группы ассоциаций), экологические группы сообществ (серии и циклы ассоциаций, по Соколову, 1938), а также фитоценохоры как пространственные категории. По аналогии с эпитаксонами Сочавы (1972) ЦТК включают и все временные стадии. Занимая в природе разные по величине площади, ЦТК различаются как единицы картографирования разного ранга и могут представлять интерес как рабочие единицы фитоценохорологической характеристики территорий.

Следует остановиться на соотношении понятий ЦТК и зонально-провинциальные комплексы (ЗПК), разработанных В. Н. Смагиным (1963, 1980) при изучении типов лесов Сибири. В то время как ЗПК охватывают совокупность целых эдафофитоценотических рядов типов леса, ЦТК объединяют звенья этих рядов в объеме серий и циклов серий ассоциаций, представляющих собой более дробные пространственные единицы, чем ЗПК; в частности ЦТК характеризуют локальные варианты ЗПК, связанные с особенностями их геоморфогенных и биогеоценотических свойств.

Очень близки выделяемые нами ЦТК к лесотипологическим комплексам В. С. Гельтмана (1974), с той разницей, что его единицы охватывают лишь лесопокрытые зоны, тогда как понятие ЦТК может быть распространено и на нелесные ценозы (степные, луговые, болотные).

В более общем аспекте ЦТК сопоставимы с природными территориальными комплексами (ПТК) географов (Солнцев, 1949) и их частями — фациями и урочищами, но при условии пространственного ограничения ПТК лишь теми компонентами, которые входят в состав биогеоценоза, исключая коренные породы, не затронутые процессами почвообразования.[1] По объему, таким образом, ЦТК уступают ПТК Н. А. Солнцева, представляя собой их биогеоценотический компонент.

Можно полагать, что ЦТК в значительной степени определяют экологические черты отвечающих им ПТК, изменения их свойств во времени.

Особенности состава и структуры ЦТК и соответствующих им ландшафтов в процессе их динамики связаны с основными ведущими видами фитоценозов; комплекс этих видов характеризует состав ЦТК в ходе сукцессий растительного покрова, как естественных, природных, так и производных, обусловленных процессами антропогенного гологенеза (Порфирьев, 1970).

Специфика состава ЦТК и их природных связей четко отражается эколого-топографическими рядами серий и циклов ассоциаций, определяющих выделы, последовательно сменяющиеся при изменении экологических факторов. ЦТК — звенья этих рядов, слагающих ландшафты; установление и изучение их — путь анализа структуры растительного покрова того или иного региона.

Ниже рассматриваются закономерности ландшафтных связей ЦТК в рядах серий и циклов территорий бассейна Средней Волги и Нижней Камы, расположенных в зоне хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР, на южной окраине ареалов видов ели *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb., пихты *Abies sibirica* Ledeb. и северо-восточной части ареала дуба *Quercus robur* L., по данным трех меридиональных профилей, заложенных в пределах Европейско-Сибирской подобласти темнохвойных лесов (по «Геоботаническому районированию СССР», 1947) в условиях как материковых (профили А и Б по Прикам-

[1] Хотя в отдельных случаях, например в горных сосняках на карбонатных субстратах, корневые системы деревьев могут проникать и в коренные горные породы — горизонт Д.

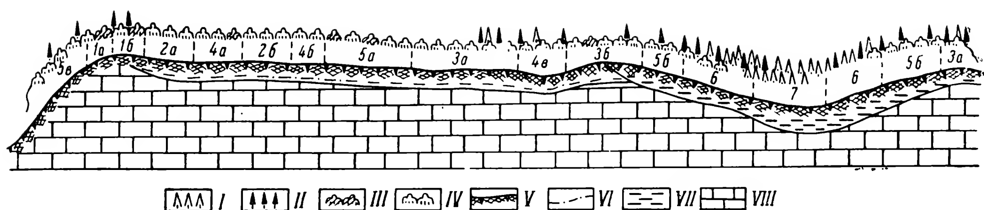


Рис. 1. Эколого-топографический ряд ценотических территориальных комплексов Вятско-Камского плато (профиль А).

I — ель, *II* — пихта, *III* — дуб, *IV* — липа, *V* — почвенный покров, *VI* — элювиально-делювиальные отложения пермских пород, *VII* — постплиоценовые отложения, *VIII* — пермские породы. Циклы серий ассоциаций: кустарниковый (серии: *1а* — лещиновая, *1б* — ясменниковая); снытевый (серии: *2а* — звездчатково-снытевая, *2б* — осоково-снытевая); пролесниковый (серии: *3а* — снытево-пролесниковая, *3б* — звездчатково-снытево-пролесниковая); страусниковый (серии: *4а* — снытево-страусниковая, *4б* — пролесниково-страусниковая, *4в* — хвощово-страусниковая); волосистоосоковый (серии: *5а* — дубово-липовая, *5б* — пролесниково-осоковая с пихтой, *5в* — волосистоосоковая с пихтой); *6* — кислично-неморальный; *7* — неморально-кисличный (серия хвощово-неморально-кисличная).

скому округу), так и долинных (профиль В по Волжско-Камскому округу) местоположений (рис. 1—3). Приводим их краткую характеристику.

Профиль А. Водораздельное Вятско-Камское плато (восточное Татарское Предкамье) характеризуется следующими ЦТК, сменяющими друг друга с юга на север на фоне постепенного уклона плакора к логовой депрессии с последовательной сменой широколиственных ценозов темнохвойными (Порфирьев, 1950) — на примере Салтыковского и Мортовского лесничеств Елабужского лесхоза Татарской АССР (рис. 1).

1. ЦТК цикла Fruticosa — кустарниковые. Занимают наиболее возвышенную часть плато по правобережью Камы. Дубравы и производные от них кленовники и березняки с участием пихты в древостое на склонах разной крутизны с близким залеганием пород татарского яруса пермской системы палеозоя, по оврагам, где застаивается влажный воздух; почвы дерново-карбонатные, сухие. Хорошо развит подлесок из *Corylus avellana* L. В травяном покрове доминирующие виды отсутствуют. В состав цикла входят серии лещиновая Corylosa (*1а*) и ясменниковая Asperulosa (*1б*), сменяющие друг друга по мере возрастания содержания поглощенных оснований в почве.

2. ЦТК цикла Aegopodiosa — снытевые. Дубравы и липняки с *Tilia cordata* Mill. и разным участием клена *Acer platanoides* L., вяза *Ulmus laevis* Pall. на серых, средне- и слабоподзолистых почвах водораздельных умеренных по режиму увлажнения плато, сложенных выщелоченными элювиальными отложениями мергелей; здесь две серии ассоциаций — с господством *Aegopodium*

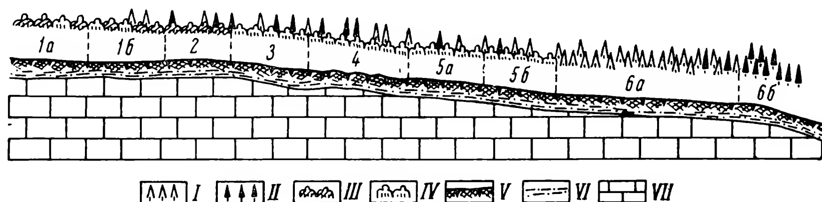


Рис. 2. Эколого-топографический ряд ценотических территориальных комплексов западной части Татарского Предкамья (профиль Б).

I—VI — то же, что на рис. 1; *VII* — пермские породы. Циклы серий ассоциаций: кустарниковый (серии: *1а* — лещиново-кленовая, *1б* — снытево-ясменниковая); *2* — снытевый (серия волосистоосоково-снытевая); *3* — пролесниковый (серия снытево-пролесниковая); *4* — страусниковый; кислично-неморальный (серии: *5а* — кислично-снытевая, *5б* — кислично-пролесниковая); неморально-кисличный (серии хвощово-мохово-неморально-кисличные: *6а* — еловая, *6б* — пихтовая).

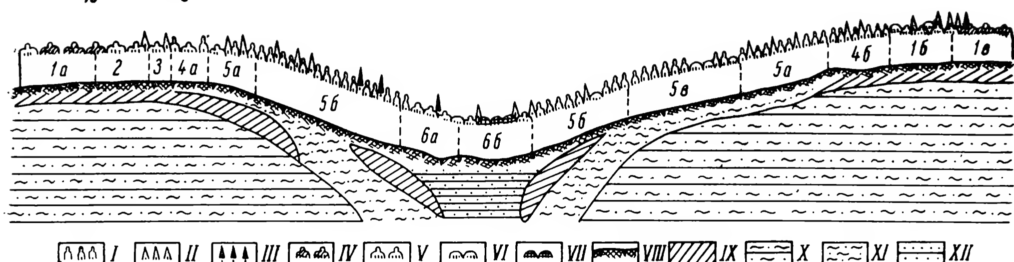


Рис. 3. Эколого-топографический ряд ценотических территориальных комплексов западной части Татарского Предволжья (Раифский участок Волжско-Камского заповедника — профиль В).

I — сосна, *II* — ель, *III* — пихта, *IV* — дуб, *V* — липа, *VI* — осина, *VII* — ольха, *VIII* — почвенный покров, *IX* — среднечетвертичные суглинки, *X* — среднечетвертичные пески и суглинки, *XI* — верхне- и среднечетвертичные пески и суглинки, *XII* — современные аллювиальные отложения. Циклы серий ассоциаций: по южному плато и северному склону ряда — снытевый (серии: *1а* — снытевая, *1б* — осоково-снытевая, *1в* — хвощово-пролесниково-снытевая); *2* — пролесниковый (серия снытево-пролесниковая); *3* — страусниковый; костянично-снытевый (серии: *4а* — липовая, *4б* — костянично-снытевая); зеленомошный (серии: *5а* — брусничная, *5б* — черничная, *5в* — злаковая); по поперечному разрезу аллювиальной террасы долины Сумки — кислично-неморальный (серии: *6а* — кислично-снытево-пролесниковая с пихтой и ольхой, *6б* — снытевая с елью и ольхой).

podagraria L. и согосподством *Stellaria holostea* L. на более сухих повышенных (*2а*) и *Carex pilosa* Scop. на несколько более пологих склонах плато (*2б*). Это основной цикл широколиственных лесов.

3. ЦТК цикла Mercurialiosa — пролесниковые. Дубравы и устойчиво производные липняки (в понижениях с примесью пихты, реже ели) при согосподстве ильма *Ulmus glabra* Huds. и черемухи *Padus avium* Mill. в условиях более пониженных, чем в снытевом цикле, постоянно увлажненных и богатых по режиму минерального питания плакоров с гумусированными коричнево-серыми, часто темноцветными почвами на элювии пермских карбонатов. *Mercurialis perennis* L. — эвтроф, гигромезофит, т. е. индикатор значительного плодородия почвы при ее постоянной влажности. В составе цикла — до семи серий ассоциаций, отражающих разные варианты лесорастительных условий, в частности снытево-пролесниковая (*3а*) с господством липы и участием клена, ели и пихты и звездчатково-снытево-пролесниковая (*3б*) с дубом. Интенсивный опад листвы липы определяет здесь высокое содержание гумуса в почве, равномерное распределение по профилю поглощенных оснований и высокую продуктивность биомассы напочвенного покрова; содоминантами в составе серий могут быть *Asperula odorata* L., *Equisetum pratense* Ehrh.

4. ЦТК цикла Struthiopteridosa — страусниковые. Сменяют ценозы снытевого и пролесникового циклов в микроландшафтах плакорных депрессий в условиях временного застойного увлажнения; обычно образуют комплексные мезокомбинации с формированием темноцветных почв с появлением признаков оглеения при временном переполнении почвенных горизонтов проточной влагой верховодок и последующем их застаивании. В древостое этих ЦТК к дубу, липе и ильму примешаны ель и пихта, в подлеске — ильм; в травяном покрове господствуют влаголюбивые эвтрофы — страусник *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, таволга *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.; появляются эвтрофные мхи. Разности почвенных субстратов отражены тремя сериями — с согосподством сныти (*4а*), пролесника (*4б*), хвощей *Equisetum sylvaticum* L. и *E. pratense* (*4в*).

5. ЦТК цикла Caricosa pilosae — волосистоосоковые. Местообитания хорошо дренированных отлогих склонов плато, более сухих, чем экотопы снытевых и пролесниковых ЦТК, с делювиальным стоком вод, где формируются выщелоченные среднеподзолистые почвы. Представлены дубовыми и липовыми, после сплошных рубок — березовыми (*Betula pendula* Roth) ценозами с интенсивным возобновлением клена и господством в травостое *Carex pilosa*, ее сопровождают *Stellaria holostea*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asperula odorata* (серия *5а*). По мере понижения плато и повышения богатства и влажности почвы в древостое появляется пихта, которая образует смешанные леса с липой пролесниково-осоковой Mercurialioso—Caricosa pilosae серии (*5б*). Особое место за-

нимают волосистоосоковые ЦТК с пихтой приовражных склонов Камского правобережья (*5в*).

6. ЦТК цикла Oxalidoso—Nemorosa — кислично-неморальные. Широколиственно-темнохвойные пихтово-еловые леса и ельники сложные Piceeta composita преимущественно кислично-неморальной серии с единичным участием липы в древостое, хорошо развитым подростом ели и пихты, подлеском из липы, *Sorbus aucuparia* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Lonicera xylosteum* L. и пышным травостоем из неморальных (*Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*) и бореальных (*Oxalis acetosella* L., *Carex rhyzina* Blytt ex Lindbl., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Equisetum sylvaticum*) видов на фоне сплошного мохового покрова (виды родов *Mnium* и *Brachythecium*, *Rhytidiadelphus triquetrus* Warnst., *Pleurozium schreberi* Mitt.). Будучи связаны с условиями повышенной влажности воздуха или почв они сменяют ЦТК предыдущих циклов по склонам тальвегов и других форм депрессий. Почвы разной степени оподзоленности, хорошо дренированные, развитые на выщелоченных постплиоценовых суглинках.

7. ЦТК цикла Nemoroso—Oxalidosa — неморально-кисличные. Чисто темнохвойные из ели *Picea abies* ценозы, иногда с очень редким участием пихты. Местообитания повышенной влажности с почвами избыточного грунтового увлажнения, слабодренированные, но без заболачивания. В данном профиле встречаются ЦТК хвощово-неморально-кисличной серии Equisetoso—Nemoroso—Oxalidosa на темноцветных суглинистых почвах по дну логов. В составе ландшафтов этого ЦТК хорошо выделяются скопления остроконечных крон ели. Сплошной напочвенный покров образуют заросли их спутников — *Oxalis acetosella*, *Circaea alpina* L., *Viola selkirkii* Goldie. Во всем профиле по мере снижения трофности субстратов и возрастания влажности среды последовательно сменяются ЦТК сначала широколиственных, затем темнохвойно-широколиственных, широколиственно-темнохвойных и, наконец, чисто темнохвойных циклов и серий.

Профиль Б. По мере постепенного снижения высоты местности с юга на север в той же последовательности циклов сменяются ЦТК и по материковому меридиональному профилю (в 90 км к западу—северо-западу от первого профиля) в западном Татарском Предкамье на территории Волго-Вятского водораздела, в Сурнарском лесничестве Арского лесхоза (рис. 2), с той разницей, что ЦТК широколиственных лесов здесь как бы пространственно сжаты, а темнохвойные ЦТК представлены не только логовыми, но и плакорными ельниками южнотаежного типа.

1. ЦТК цикла Fruticosa. Дубравы и устойчиво производные липняки по краю лесного массива. Представлены сериями Coryloso—Acerosa (*1а*) и Aegopodioso—Asperulosa (*1б*) с единичным участием *Abies sibirica* и *Picea obovata* на экологически верхнем пределе ее обитания в Волжско-Камском крае. Таежные виды в травостое отсутствуют. Первая серия связана с перегнойно-карбонатными почвами на элювии мергеля, вторая — с маломощными толщами слабооподзоленных покровных суглинков (Порфирьев, 1977а).

2, 3. Ряд ЦТК темнохвойно-широколиственных лесов в той же последовательности их чередования, как в елабужском профиле на оподзоленных тяжелых суглинках: сначала дубравы с единичной пихтой и елью цикла Aegopodiosa серии Caricosa pilosae—Aegopodiosa (*2*), затем липняки с елью и пихтой цикла Mercurialiosa серии Aegopodiosa—Mercurialiosa (*3*), где пролеснику сопутствует *Asperula odorata*.

4. ЦТК цикла Struthiopteridosa — липняки с пихтой и елью Piceeto-Abiegno Tilieta mercurialioso—Struthiopteridosa на плоско-вогнутых участках с широкозападинным мезорельефом в условиях, аналогичных соответствующим экотопам елабужского профиля на среднеподзолистой тяжелосуглинистой почве (*4*).

5. С дальнейшим понижением рельефа и возрастанием мощности почвы на первое место в древостое выходит ель, формируя вместе с липой и пихтой широколиственно-темнохвойные ЦТК серии Oxalidoso—Aegopodioso—Mercurialiosa цикла Oxalidoso—Nemorosa. Сюда входят липово-пихтово-еловые ценозы с попеременным господством *Aegopodium podagraria* (*5а*) и *Mercurialis perennis* (*5б*), местами — с пятнами *Matteuccia struthiopteris* на среднеподзолистых тяжелых суглинках.

6. ЦТК цикла Nemoroso—Oxalidosa серии Equisetoso—Hylocomioso—Nemoroso—Oxalidosa. Занимает пониженную к долине истока р. Казанки (притока Волги) северную часть склона с серыми дерново-среднеподзолистыми тяжелосуглинистыми почвами на элювиальном пермском суглинке. Это характерные ЦТК южнотаежного типа с безраздельным господством ели *Picea obovata*, где ей в травостое сопутствуют *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Equisetum sylvaticum*, *Aegopodium podagraria* при сплошном моховом покрове из *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Mnium longirostrum* Brid., *M. cuspidatum* Hedv. (*6а*). Здесь же по западинам произрастают ольшаники из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

В краевой полосе леса — оригинальные пихтовые ценозы той же серии, где пихта с ее стержневой корневой системой закрепилась в условиях выпаса, заместив поверхностно укореняющуюся ель, которая не выдерживает уплотнения верхних горизонтов почвы при длительной пастьбе скота (*6б*).

В целом сурнарский профиль ярко контрастен по широте ценотической амплитуды ЦТК — от дубрав и липняков до преимущественно здесь сосредоточенных темнохвойных комплексов.

Профиль В. Пересекает по меридиану Раифский участок Волжско-Камского заповедника в 60 км к юго-западу от Сурнарского лесничества. Исследован нами (Порфирьев, 1968, 1972б) при участии геоморфологов (Тайсин, 1972). Определяет ландшафтно-ценотические связи левобережья долины Волги, сложенного средне- и верхнечетвертичными отложениями, террасы которого прорезаны небольшой речкой Сумкой. Она делит профиль на две части, представленные широкими отлогими склонами как северной, так и южной экспозиций. По ним и по долине Сумки, закономерно чередуясь, последовательно располагаются ЦТК широколиственных и хвойно-широколиственных ценозов в краевых (южной и северной) возвышенных зонах профиля и в его пониженной середине по Сумке и ЦТК сосново-широколиственных и сосновых по склонам этой долины.

Пространственные отношения этих единиц, их взаимное расположение на профиле отражены на рис. 3.

Южная краевая полоса Раифского леса сложена дубравами и липняками ЦТК цикла и серии Aegopodiosa с участием клена остролистного на суховатых оподзоленных среднечетвертичных делювиальных суглинках (*1а*). К северу они быстро сменяются дубово-липовыми с единичным участием ели ЦТК цикла Mercurialiosa серии Aegopodioso—Mercurialiosa (*2а*) на более гумусированных серых среднеподзолистых суглинках — в той же последовательности, как на сурнарском профиле; здесь произрастают старейшие (до 180 лет) в Волжско-Камском крае популяции дуба (Порфирьев, 1961).

В условиях западинного мезорельефа фрагментарно распространены ЦТК серии и цикла Struthiopteridosa (*3*), представленные липняками с ильмом и елью на супесчано-суглинистых почвах с признаками оглеения в иллювиальном горизонте, где страусник является показателем временного избыточного увлажнения этих почв (Порфирьев, 1975).

С дальнейшим уклоном к северу раифский профиль в отличие от рассмотренных выше пересекает переходную от лиственных лесов к хвойным полосу, занятую ЦТК сосново-широколиственных с елью ассоциаций серии Tiliosa оригинального костянично-снытевого цикла Saxatile—Ruboso—Aegopodiosa (Порфирьев, 1970) — это ценозы сложных суборей с сильноподзолистыми почвами на верхне- и среднечетвертичных делювиальных песках и супесях с ортзандом, с липой во втором ярусе древостоя и видами бореально-неморального широкотравья — *Mercurialis perennis*, *Orobus vernus* L. и др. (*4а*).

Эта полоса с дальнейшим понижением рельефа к северу переходит в нижний пояс склона долины Сумки, занятый ЦТК сначала брусничной Vacciniosa (*5а*), затем, с повышением влажности почвы, — черничной Myrtillosa (*5б*) серий зеленомошного цикла *Hylocomiosa*, сложенных сосняками с елью и примесью березы *Betula pendula* на сильноподзолистых песчаных субстратах, подстилаемых верхне- и среднечетвертичными делювиальными супесями; в наиболее пониженных ЦТК чернично-мшистой серии к ели присоединяется очень редкая в Раифе пихта *Abies sibirica* (Порфирьев, 1972б).

Далее профиль пересекает аллювиальную террасу р. Сумки; будучи сло-

жена оглеенными супесями на современных песчаных отложениях на южной стороне она в настоящее время занята ЦТК серии кислично-снытево-пролесниковой Oxalidoso—Aegopodioso—Mercurialiosa цикла Oxalidoso-Nemorosa, сформированными липой и осиной с примесью ели *Picea abies*, с единичным участием пихты и ольхи *Alnus glutinosa* в экотопах застойного увлажнения (*6а*). На северной стороне аллювиальной террасы в тех же почвенно-грунтовых условиях, но несколько более влажных, с временным застойным увлажнением произрастают ольшанники (*Alnus glutinosa*) в ценозах снытевых серий и цикла с елью и при значительном участии липы (*6б*).

Северный с южной экспозицией склон профиля в общих чертах характеризуется тем же составом ЦТК, что и рассмотренный в начале обзора раифского профиля южный склон, но в обратном порядке их чередования. По мере подъема по склону здесь сменяют друг друга ЦТК сосняковых серий черничной (*5б*) и брусничной (*5а*) цикла Hylocomiosa на песчаных и супесчаных среднечетвертичных отложениях; вместе с тем здесь широко представлены ЦТК сосняков бруснично-злаковых производной серии злаковой Graminosa с *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. epigeios* (L.) Roth (*5в*) на сухих волнисто-холмистых местообитаниях с примесью в древостое осины.

С выходом раифского лесного профиля на его северный конец песчаные и супесчаные отложения сменяются среднечетвертичными делювиальными суглинками плато верхней волжской террасы; здесь следуют сначала ЦТК сосняков с елью костяничного цикла (*4б*), за ними — ЦТК темнохвойно-широколиственных ценозов того же состава циклов, что и окаймляющие раифский лесной массив с юга.

Профиль завершают сначала ЦТК липняков с елью и осиной серии Aegopodioso—Caricosa pilosae (*1б*), затем, вдоль края леса по опушке, — дубняков хвощово-пролесниково-снытевых цикла Aegopodiosa с единичным участием в древостое ели на среднечетвертичных суглинках (*1в*).

В целом раифский профиль В весьма полно охватывает многообразие состава ЦТК лесов левобережья волжской долины выше р. Казанки на ее третьей надпойменной террасе; этот профиль — наиболее сложный и емкий по составу ЦТК из трех рассмотренных, он характеризует серии и циклы не только широколиственных и темнохвойных, но и светлохвойных, светлохвойно-широколиственных лесных ассоциаций Волжско-Камского края.

Обобщая данные по всем трем профилям, можно видеть, что все они, как водораздельные, так и долинный, демонстрируют общие для подзоны хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края закономерности экологических связей ЦТК с рельефом и почвами: хвойно-широколиственные ЦТК являются здесь типично зональными, широколиственные приурочены к ландшафтам относительно повышенной сухости и трофности, темнохвойные — повышенной влажности и сниженной трофности экотопов; светлохвойные вклиниваются между ними в экотопах относительно более сухих и трофически обедненных.

Во всех профилях лесные формации со свойственными им ЦТК чередуются в направлении с юга на север в том же порядке, в каком они сменяют друг друга в лесной зоне по меридиану в целом — от широколиственных через смешанные к таежным темнохвойным, как бы воспроизводя широтную зональность ценозов лесной зоны СССР. Это чередование — определенная закономерность пространственного сложения растительного покрова зоны смешанных лесов и южной полосы лесной зоны востока европейской части СССР.

Метод выделения и изучения ЦТК позволяет выявить основные закономерности эколого-ценотических связей растительных регионов (разумеется, не абсолютизируя их).

Отметим в заключение, что ценотические территориальные комплексы как категории пространственного размещения растительных единиц имеют определенное значение в сложении растительного покрова. Можно предполагать, что ЦТК представляют собой как бы структурные ниши, в пределах которых идут естественные процессы отбора, становления и динамики видового состава ценозов. ЦТК могут быть использованы как аппарат для выявления сходства и раз-

личий растительного покрова разных структур в их связях с ландшафтом. Один из путей оптимального использования ландшафта — охрана и направленное регулирование состава ЦТК. Характерные типичные ЦТК должны сохраняться как природные памятники тех или иных ландшафтных компонентов физико-географических регионов. ЦТК не «абсолютны», они находятся в относительно постоянном изменении в связи с непрерывно идущими процессами динамики растительности, как эндогенной, так и экзогенной, антропогенно обусловленной, отражая определенные этапы в ходе этих процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Арманд Д. Л. (1975). Наука о ландшафте. М.: Мысль. 286 с. — *Берталанфи Л. фон.* (1969). Общая теория систем — критический обзор. — В кн.: Исследования по общей теории систем. М.: Прогресс. 520 с. — *Гельтман В. С.* (1974). Лесотипологические комплексы и их значение при районировании лесной растительности. — Тез. докл. IV Всес. совещ. по классификации растительности. Львов, с. 12—13. — *Геоботаническое* районирование СССР. (1947)/Под ред. Е. М. Лавренко. Л.: Изд-во АН СССР. 157 с. — *Исаченко Т. И.* (1969). Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, с. 20—33. — *Исаченко А. Г.* (1980). Оптимизация природной среды. М.: Мысль. 264 с. — *Мазинг В. В.* (1969). Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Тарту: Изд-во ТГУ. 87 с. — *Порфирьев В. С.* (1950). Темнохвойно-широколиственные леса северо-востока Татарии. — Учен. зап. Казан. пед. инст., с. 47—119. — *Порфирьев В. С.* (1960). О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 65, № 3, с. 93—103. — *Порфирьев В. С.* (1961). Елово-широколиственные леса Раифы. — Тр. общ. естествоисп. при Казан. гос. ун-те., т. 61, с. 63—146. — *Порфирьев В. С.* (1964). Опыт классификации темнохвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края. — Бот. журн., т. 49, № 2, с. 210—222. — *Порфирьев В. С.* (1968). Растительность Раифы. — Тр. Волж.-Камск. гос. заповед., т. 1, с. 106—136. — *Порфирьев В. С.* (1970). Темнохвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края. — Автореф. докт. дис. Л.: БИН АН СССР. 73 с. — *Порфирьев В. С.* (1972а). Геоботанический метод в лесной типологии. — Лесоведение, т. 3, с. 90—102. — *Порфирьев В. С.* (1972б). О пихте сибирской в лесах Раифы. — Тр. Волж.-Камск. гос. заповед., т. 2, с. 22—29. — *Порфирьев В. С.* (1974). Вопросы связи, классификации и районирования растительного покрова. — Тез. докл. IV Всес. совещ. по классификации растительности. Львов, с. 46—48. — *Порфирьев В. С.* (1975). Вопросы изучения растительного покрова Татарской АССР и сопряженных территорий. — В кн.: Охрана природы и биогеоценология, т. 1. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, с. 19—76. — *Порфирьев В. С.* (1977а). Южнотаежные памятники природы, Сурнарское лесничество. — В кн.: Охрана природы и биогеоценология, т. 2. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, с. 4—52. — *Порфирьев В. С.* (1977б). Ценотические территориальные комплексы как элементы пространственной структуры растительности. — Тез. докл. V Всес. совещ. по классификации растительности. Новосибирск, с. 69—71. — *Смагин В. Н.* (1963). Задачи лесотипологического изучения лесов Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Материалы науч. конф. по изучению лесов Сибири. Красноярск. — *Смагин В. Н.* (1980). Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. — *Соколов С. Я.* (1938). Успехи советской лесной геоботаники. — Сов. бот., т. 1, с. 20—46. — *Соколов С. Я.* (1940). Принципы геоботанического районирования. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, т. 4, с. 9—18. — *Соколов С. Я.* (1962). Таксономия лесных ассоциаций. — В кн.: Пробл. бот., т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 110—123. — *Солнцев Н. А.* (1949). О морфологии природно-географического ландшафта. — Вопросы географии, т. 16, с. 61—86. — *Сочава В. Б.* (1972). Классификация растительности как иерархия динамических систем. — В кн.: Геоботаническое картографирование. 1972. Л.: Наука, 95 с. — *Сочава В. Б.* (1978). Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука. 319 с. — *Сочава В. Б.* (1979). Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука. 187 с. — *Тайсин А. С.* (1972). О влиянии рельефа на природные территориальные комплексы Раифы. — Тр. Волж.-Камск. гос. заповед., т. 2, с. 5—14.

Казанский государственный университет.

Получено 18 III 1982.

УДК 56 : 581 (470.33) Бот. журн., т. 69, № 1

К. П. Проскурин

О РИСС-ВЮРМСКОЙ (МИКУЛИНСКОЙ) ФЛОРЕ ДЕР. СТЕПНАЯ НИВА КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

K. P. PROSKURIN. THE RISS-WURM (MICULIAN) FLORA OF THE VILLAGE STEPNAJA NIVA IN THE KALININ REGION

Изучали образцы торфа из отложений оптимальной фазы рисс-вюрмского межледниковья. Исследовали морфологию и анатомию выделенных из породы остатков (семена, плоды, хвоя и др.). Установлено 45 форм, среди которых обнаружены два вымерших вида (*Potamogeton praemaackianus*, *Brasenia holsatica*), хвойные (*Picea*, *Pinus*), листопадные древесные породы и кустарники (*Carpinus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*) и многие травянистые растения. Оптимальную фазу рисс-вюрма характеризуют растения, ныне отсутствующие в Калининской обл.: *Potamogeton praemaackianus*, *Scirpus* cf. *torreyi*, *Corylus* sp., *Carpinus betulus*, *Brasenia holsatica*, *Tilia tomentosa*.

В 1972 г. геологи Комплексной геологосъемочной партии (г. Москва) близ дер. Степная Нива, в 17 км к северо-западу от г. Лихославля, выкопали шурф, вскрывший под слоем мха (20 см) следующие горизонты (мощность, м):

1. Торф темно-бурый, в интервале 0.5—0.8 м сложен обломками коры березы	0.80
2. Песок зеленовато-серый, мелко-среднезернистый, в основании — скопление гальки	0.40
3. Алеврит коричневато-серый, с линзами торфа и серого песка	1.45
4. Песок буровато-серый, мелко-крупнозернистый, с гравием	0.05
5. Алеврит зеленовато-бурый, слюдистый, в нижней части оторфованный, с древесиной	1.00
6. Торф темно-бурый, с большим количеством древесины	0.70
7. Торф моховой	0.40
8. Торф темно-бурый, сильно минерализованный, с мелкими линзочками песка	1.80
9. Алеврит темно-серый	0.20

Были отобраны 3 образца из горизонтов 3 и 8 (обр. 1 из горизонта 3, обр. 2 и 3 из горизонта 8) и присланы для исследования в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. После обработки из образцов выделены остатки различных растений (см. таблицу).

Рисс-вюрмских (микулинских) флор, особенно из западных областей СССР, известно уже много (см. обзор: Величкевич, 1979). Западно-европейские флоры микулинского межледниковья будучи лесными содержат в оптимальный период значительное число широколиственных пород: *Carpinus betulus*, *Corylus avellana* L., *Quercus robur* L., *Acer campestre* L., *Tilia tomentosa* и др. Их обычно дополняют *Betula alba*, *Alnus glutinosa*, *Sambucus* sp. Хвойных пород здесь отмечено немного (*Picea* sp., *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L.), и остатки их, как правило, малочисленны или единичны и приурочены в основном к отложениям неоптимальных фаз микулинской эпохи. Для климатического оптимума рисс-вюрма характерен также бразениевый комплекс травянистых растений. В нем наряду с основным видом *Brasenia holsatica* присутствуют *Salvinia natans* L., многочисленные виды рода *Potamogeton* (включая вымерший *P. praemaackianus*), *Scirpus lacustris*, *S. torreyi*, *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Dulichium arundinaceum* (L.) Britton, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Najas major*, *Caulinia flexilis*, *C. minor* и некоторые другие. Такой комплекс в целом характерен и для флоры Степной Нивы, которая замечательна тем, что является самой северной из известных флор подобного типа. С территории Калининской обл. была описана еще одна рисс-вюрмская семенная флора, полученная из скважины и естественного обнажения близ г. Старицы (Колесникова, 1962). Фациально флоры Старицы и Степной Нивы сходны. В обоих случаях местооби-

Растение	Образец 1	Образец 2	Образец 3
Chara sp.		+	
Bryales gen.	+	+	
Isoëtes lacustris L.			+
Picea abies (L.) Karst.	+	+	+
Pinus sp.		+	
Sparganium minimum Wallr.	+		
Potamogeton praemaackianus Weliczk.		+	
P. rutilus Wolfg.	+	+	
P. obtusifolius Mert. et Koch	+	+	+
P. pusillus L.	+		
P. natans L.	+	+	+
P. cf. *alpinus* Balb.	+		
P. praelongus Wulf.		+	+
P. sp.		+	+
Najas major All.	+	+	+
Caulinia flexilis Willd.	+	+	+
C. minor (All.) Coss. et Germ.		+	
C. tenuissima (A. Br. ex Magnus) Tzvel.	+	+	+
Alisma sp.		+	
Scirpus lacustris L.		+	
S. cf. *torreyi* Olney		+	
Carex subgen. *Vignea*	+	+	+
Carex subgen. *Carex*	+	+	+
Carpinus betulus L.	+	+	+
Corylus sp.	+	+	
Betula cf. *alba* L.		+	
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.		+	
Urtica dioica L.			+
Brasenia holsatica (C. A. Web.) Weberb.	+	+	+
Nymphaea alba L.			+
Nuphar lutea (L.) Smith	+	+	+
N. pumila (Timm) DC.	+		
Ceratophyllum demersum L.		+	
Batrachium sp.	+	+	+
Rubus idaeus L.	+	+	+
Tilia tomentosa Moench	+		
Menyanthes trifoliata L.	+	+	+
Ajuga reptans L.	+		
Lycopus europaeus L.		+	
Sambucus nigra L.		+	
Eupatorium cannabinum L.		+	
Carduus sp.	+		
Cirsium palustre (L.) Scop.	+		
Asteraceae gen. indet.		+	+

Примечание. Знаком «плюс» отмечено наличие остатков данного растения в образце.

танием растений был заболачивающийся водоем или старица реки в окружении смешанного леса. Но состав этих флор различается. Во флоре Старицы присутствуют *Betula nana* L., *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, отсутствующие во флоре Степной Нивы. Названные растения более характерны для северных болот, хотя изредка они встречаются и в средней полосе. Во флоре Старицы почти нет древесных и кустарниковых пород неморального комплекса (наблюдаются лишь *Alnus glutinosa* и *Viburnum opulus* L.). Нет во флоре Старицы и характерных трав бразениевого комплекса. В целом эта флора беднее и отвечает, очевидно, следующему этапу развития рисс-вюрмской флоры, ближе по типу к перигляциальным дриасовым флорам вюрма.

Ниже приводится описание некоторых растений флоры Степной Нивы.

В ископаемом состоянии представители рода *Caulinia* известны в Европе и Западной Сибири с миоцена. Для СССР приводится более 20 вымерших видов (Дорофеев, 1978). Они различаются по строению поверхности семян (ячейки) и по анатомии кожуры на поперечных срезах. Бóльшая часть неогеновых видов имеет далекие флористические связи (от теплоумеренных до тропических) и резко

отличается от современных видов однорядной эпидермой и крупными, квадратными или прямоугольными клетками-ячейками поверхности семян.

Caulinia tenuissima (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку) представлен несколькими продолговатыми семенами с тонкой кожурой, прямоугольными, слегка вытянутыми клетками поверхности, двурядной на поперечном срезе эпидермой из характерных 5-угольных клеток. Это последний представитель плиоценово-плейстоценовой группы видов, когда-то широко распространенных в Европе и Западной Сибири. Наиболее близок к современному *C. tenuissima* плиоценовый *C. palaeotenuissima* Dorof., известный из Белоруссии, Воронежской, Рязанской, Липецкой, Тамбовской областей и Башкирии, и миндель-рисский *C. macrosperma* Weliczk., известный из Белоруссии и Воронежской обл. Позднеплиоценовые и плейстоценовые находки *C. tenuissima* из Западной Сибири несколько отличны от европейских. Сейчас этот вид редок и повсеместно подлежит строгой охране (Белоусова и др., 1979). Обитает в озерах или слабосолоноватых приморских лагунах на юге Скандинавии, в Ленинградской, Новгородской, Калининской, Рязанской областях, восточнее — в Западной Сибири по долине Иртыша и на Дальнем Востоке («Флора европейской части СССР», 1979 : 201; «Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР», 1981 : 51). И в настоящее время *C. tenuissima* встречается в озерах Бологое, Коломно, Пирос (Калининской обл.), т. е. обитает здесь с рисс-вюрма фактически непрерывно! Примечательно и то, что *C. tenuissima*, являясь дериватом видов, широко распространенных в плиоцене и плейстоцене, занимает сейчас лишь северную часть былого ареала.

Caulinia flexilis (рис. 1, *3*) отличается от других видов рода почти изодиаметричными 5—6-угольными клетками поверхности семян и своеобразной двурядной на срезе эпидермой. В ископаемом состоянии известно несколько близких видов. Из миндель-рисса западных областей СССР известен *C. goretskyi* Dorof., внешне очень близкий к *C. flexilis*, но отличающийся двурядной на срезе эпидермой, в общем плане близкой к эпидерме видов группы C. palaeotenuissima—C. tenuissima, от которой, по-видимому, и отошла вся группа C. flexilis. Рисс-вюрмские представители *C. flexilis* подразделяются П. И. Дорофеевым (1973, 1978) на несколько мелких видов. Сейчас *C. flexilis* распространена в Средней и Атлантической Европе, на юге Скандинавии, на юго-востоке Западной Сибири и в Северной Америке («Флора европейской части СССР», 1979: 201).

Caulinia minor резко отличается от всех видов рода тонкой кожурой, однорядной на срезе эпидермой и узкими, поперек вытянутыми ячейками поверхности семян. В Европе известна из нескольких пунктов с самого конца плиоцена, причем плиоценовые семена практически неотличимы от современных. Позднее, в миндель-риссе и особенно в рисс-вюрме, встречается весьма часто. Современный *C. minor* обитает в старицах, озерах и канавах на Кавказе, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии и Африке («Флора СССР», 1934 : 274).

Tilia tomentosa (рис. 1, *4*) представлен створками плодов, довольно крупными, толстыми, деревянистыми, равномерно покрытыми большими, тупыми на верхушках бугорками. Отдельные створки плода, смыкаясь, не образуют гребней на стыках. Такого типа плоды широко известны в рисс-вюрмских отложениях Белоруссии, Литвы и Смоленской обл. Тот же вид описан из миндель-рисса Швангейма в Германии (Baas, 1939). Все плоды из четвертичных отложений наиболее сходны с современными плодами *T. tomentosa*. Близкие к плодам *T. tomentosa* описаны плоды из плиоцена окрестностей Франкфурта-на-Майне (Mädler, 1939). Из плиоцена Мизерни в Польше описан *T. tuberculata* Szaf. (Szafer, 1954), который автор сравнивает с современными китайскими видами *T. tuan* Szyszl. и *T. oliveri* Szyszl. Из плиоцена Башкирии описан *T. tomentosella* Dorof. (Дорофеев, 1977), который весьма близок к *T. tomentosa*. Как видно, современный *T. tomentosa* отошел от группы плиоценовых, возможно, и миоценовых видов, в Европе в плиоцене широко распространенных. Дериваты этой группы ныне сохранились в далеких убежищах Южной Европы, Кавказа, Приморья и Китая. Плейстоценовые представители группы ближе к современному европейскому *T. tomentosa*. Все они известны только из западных об-

ластей СССР и Западной Европы. Но в СССР эти плейстоценовые виды были распространены на восток шире (вплоть до Смоленской обл.), а на север далее (Калининская обл.), чем сейчас. Ныне *T. tomentosa* распространен в Центральной и Южной Европе (Венгрия, Румыния, Болгария), в СССР — лишь в юго-западной части Украины и в Молдавии, где обитает в дубовых и смешанных лесах («Деревья и кустарники СССР», 1957 : 691).

Scirpus cf. *torreyi* (рис. 1, *7*, *8*) представлен крупными плодами хорошей сохранности. Ребро брюшной стороны у них приплюснуто, поверхность гладкая, блестящая, клетки очень мелкие, щетинки длинные, с загнутыми вниз шипиками. В настоящее время *S. torreyi* обитает в пресных и солоноватых водоемах в приатлантических штатах США и Канады (Дорофеев, 1963б : 118). В Европе известен из нескольких пунктов Белоруссии от рисс-вюрма (Дорофеев, 1963б), но близкие формы приводятся из верхнего миоцена Иртыша в Омской обл. (Дорофеев, 1963а), поэтому *S. torreyi* скорее всего является наследием третичной флоры, трансформированные элементы которой сохранились в Европе до рисс-вюрма, а позднее вымерли.

Potamogeton praemaackianus (рис. 1, *9*), впервые описанный из верхнего плиоцена Белоруссии (Величкевич, 1975), представлен в нашей коллекции одним плодом. В целом он близок к плодам современного *P. maackianus* A. Benn., обитающего в озерах и речных старицах Приморья, Сахалина, Манчьжурии и Японии («Флора СССР», 1934 : 240), но плоды *P. praemaackianus* отличаются более угловатым общим контуром, центральным столбиком, более крепким гребнем створки. В западных областях СССР и в центральной части Русской равнины длительное время, от плиоцена до рисс-вюрма, было несколько видов рода *Potamogeton*, близких к *P. maackianus*: *P. praemaackianus* (плиоцен и миндель-рисс, отчасти рисс-вюрм), *P. goretskyi* Dorof. (миндель-рисс) и *P. sukaczevii* Weliczk. (рисс-вюрм). Эта европейская группа обнаруживает связь даже с верхнемиоценовым *P. tertiarius* Dorof. из Западной Сибири (Дорофеев, 1963а). Тем более удивительно, что *P. praemaackianus* — вид с такой глубокой историей, сохранился без изменения вплоть до рисс-вюрма, причем Степная Нива — самая северная точка его былого ареала.

Potamogeton natans (рис. 1, *10*, *11*) представлен плодами с выпуклым или S-образно изогнутым брюшком. Столбик длинный, толстоватый. Ножка в основании брюшка короткая. Створка с килем, постепенно снижающимся по высоте к основанию, иногда киль бахромчатый, с бахромчатыми же бугорками, рассеянными рядом с килем. Между столбиком и концом створки всегда имеется короткое, несколько приподнятое плечо. Бока плоские или равномерно выпуклые, с отверстием в середине, у основания боков иногда имеются бугорки. Ныне широко распространенный вид, известный из многих мест Европы в плиоцене и очень обычен во всех плейстоценовых флорах Русской равнины.

Potamogeton obtusifolius (рис. 1, *5*, *6*) представлен плодами с изогнутым брюшком, более выпуклым в верхней части, а внизу поджатым. Шипа нет или он небольшой, выходящий из середины. Столбик центральный или смещен к брюшку, длинный, иногда с расширенным остатком рыльца. Ножка длинная, острая, направленная вниз. Бока выпуклые, у незрелых экземпляров с дуговидной впадиной. Створка полукруглая, бахромчато-бугорчатая, иногда с невысоким килем, который до столбика доходит или не доходит, оставляя небольшое плечо. Обитает в стоячих водоемах почти по всей Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири, Монголии и Северной Америке. Известен только из плейстоцена.

Potamogeton praelongus (рис. 2, *4*, *5* — см. вклейку) представлен крупными плодами. Брюшко прямое, выпуклое или чаще S-образное. Столбик длинный, тонкий, иногда его нет, расположен на продолжении брюшной стороны. Ножка короткая, толстая. Створка доходит до столбика только своим концом, а гребневидный киль начинается отступя от края. Бока плоские, слабовыпуклые, с неглубокой впадиной или без нее. Крупное водное растение, распространенное в Северной Евразии и Америке. Известен только из четвертичных отложений.

Potamogeton rutilus (рис. 2, *6*, *7*) представлен плодами с выпуклым или S-образно изогнутым брюшком. Столбик маленький, толстый, расположен на

продолжении брюшка. Спинка полукруглая, без киля. Ножка короткая. Бока плавно выпуклые. Створка до столбика не доходит, образуя короткое плечо. Современный европейский и североамериканский вид, обитающий в озерах. Известен от плейстоцена, где был распространен шире.

Nuphar lutea (рис. 2, *8*) представлен семенами яйцевидно-грушевидной формы. Семена на верхушке горизонтально или косо срезанные, переход с боков на верхушку плавный. Эмбриотега яйцевидная, на ее верхушке, в углублении, расположено микропиле, а маленький рубчик помещается рядом. Кожура двухслойная, толстая, обычно несколько смята. Поверхность семян блестящая, ячеистая, ячейки неглубокие, от продолговатых на верхушке до многоугольных в основании, образуют характерную сеточку поверхности. Цвет от желто-коричневого до черного. Водный многолетник, распространенный по всей Европе, кроме Арктики, а также на Кавказе, в Малой Азии и Сибири; в Крыму отсутствует.

Brasenia holsatica (рис. 2, *1—3*). Ископаемые семена видов рода *Brasenia* известны с прошлого века из третичных и четвертичных отложений Европы, но приводились они под формальными названиями *Holopleura* (Caspary, 1856) и *Cratopleura* (Weber, 1892). Систематическое положение этих семян впервые установил A. Weberbauer (1893). К настоящему времени из третичных отложений СССР известно 12 вымерших видов, из миндель-рисса — 2, а из рисс-вюрма — 1 вид. Кроме того, из олигоцена СССР описано 3 вида предковых для *Brasenia* родов: *Braseniella* и *Dusembaya* (Дорофеев, 1974). *Brasenia holsatica* — последний представитель рода в Европе, очень обильный по остаткам в рисс-вюрмских отложениях, особенно в западных областях СССР (Белоруссия, Литва, Латвия, Смоленская обл.). Известен также из рисс-вюрма Московской и Ярославской областей, но в восточных областях средней полосы Русской равнины встречается редко и не так обильно, а в степных районах представители этого рода отсутствовали даже в плиоцене. Вид характерен для оптимальной фазы рисс-вюрма, сопровождается богатым, в основном широколиственным, комплексом древесных пород, кустарников и трав. В конце рисс-вюрма, в отложениях предвюрма и в вюрмских, охарактеризованных намного более бедным комплексом дриасовых флор, этот род уже не встречается и с этого времени в Европе не известен. Наиболее близки к рисс-вюрмским семена современного *B. schreberi* J. G. Gmel. из Приморского края (оз. Ханка, окрестности г. Хабаровска). Семена же североамериканской бразении, справедливо относимой некоторыми систематиками к особому виду *B. peltata* Pursh, резко отличаются от семян как рисс-вюрмских, так и современных дальневосточных видов рода *Brasenia* и ближе к семенам некоторых плиоценовых европейских или верхнемиоценовых западно-сибирских видов. Семена современных бразений из южных убежищ (Африка, Индия, Австралия, см.: Koch, 1931) ближе к семенам миндель-рисских европейских видов рода, а с семенами рисс-вюрмских видов рода *Brasenia* сходны мало. Систематика этого рода в целом довольно сложна и требует специального исследования.

Menyanthes trifoliata (рис. 2, *9*, *10*) представлен массой семян овальной или округлой, почти концентрической формы. Семена слабосплюснутые, легко распадаются на две половинки. На изломе стенки семени видны толстая кожура, выемка в ее верхнем углу, где помещается микропиле (верхнее косое отверстие), рубчик (нижнее отверстие) и овальная полость. Кожура образована тонкой, легко снимающейся эпидермой, снаружи гладкой, блестящей, красновато-коричневой, с почти 6-угольными клетками. Второй более толстый слой кожуры сложен вертикальными клетками с полостями. Последний слой самый толстый, деревянистый, состоит из паренхимных клеток с полостями. Многолетник, обитающий по болотам почти по всей Европе, на Кавказе, в Сибири, Восточной Азии и Северной Америке. Вид известен с плиоцена, в плейстоцене — широко распространенное растение.

Corylus sp. (рис. 2, *11*) представлен половинками плодов, первично-широкояйцевидных или цилиндрически овальных, со слабо заостренной верхушкой, в основании с плоским или выпуклым, шероховатым, хорошо отграниченным местом прикрепления. Стенки толстые, деревянистые, снаружи с продольными плоскостями и широкими бороздками, изнутри гладкие. Кустарник в подлеске

смешанных и лиственных лесов, распространенный в Европе на север до Норвегии, на восток — до Урала и среднего течения р. Волги. На юге степной зоны не встречается. Известен, кроме того, в Крыму, на Кавказе и в Малой Азии. В ископаемом состоянии известен от плиоцена, в плейстоцене (особенно в рисс-вюрме) — широко распространенное растение.

Carpinus betulus (рис. 2, *12*) представлен плодами, на которых местами сохранился тонкий, серовато-коричневый эпикарп. Плоды крупные, широкояйцевидные, слабо двояковыпуклые, с толстыми проводящими пучками, лежащими на гребнях невысоких продольных валиков. Плоды *C. caucasica* Grossh., впервые выделенного из *C. betulus* в 1940 г. (Гроссгейм, 1940), несколько мельче, более продолговатые, стенки их тоньше, валики на поверхности ниже, а число проводящих пучков больше. Плоды североамериканского *C. caroliniana* Walt. еще мельче, но относительно шире, с большим числом проводящих пучков на поверхности, стенки тонкие. Из восточно-азиатских видов наиболее крупные плоды у *C. tschonoskii* Maxim., но они все же мельче, чем у *C. betulus* и *C. caucasica*, с более тонкими стенками и с большим числом тонких проводящих пучков. Плоды остальных видов Кавказа и Китая значительно мельче, более тонкостенные, с большим числом нитевидных проводящих пучков. *C. betulus* и *C. caucasica* встречаются в лесных широколиственных флорах с характерным набором трав бразениевого комплекса. В ископаемом состоянии плоды типа *C. betulus* известны только в Европе из миоцена (Белоруссия) и плиоцена (Карпаты). Третичные плоды заметно отличаются от современных и относятся к вымершим видам. В плейстоцене Белоруссии, Смоленской обл. и Литвы отмечены плоды, очень близкие к плодам *C. betulus*, которые приводятся под современным названием. Изредка здесь встречаются плоды и восточно-азиатских видов типа *C. laxiflora* Blume. Современный ареал *C. betulus* охватывает южную Литву, Белоруссию, Украину и Молдавию, встречаясь небольшими островками вплоть до нижнего Дона. В Западной Европе распространен от Испании и юго-запада Франции до Англии и южной Швеции включительно («Деревья и кустарники СССР», 1951 : 360).

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. (1979). Редкие растения СССР. М.: Лесная промышленность. 215 с. — *Величкевич Ф. Ю.* (1975). Новые данные о флоре д. Дворец на Днепре. — В кн.: Стратиграфия и палеогеография антропогена. Минск: Наука и техника, с. 110—133. — *Величкевич Ф. Ю.* (1979). История плейстоценовой флоры средней полосы Восточно-Европейской равнины. — В кн.: Советская палеокарпология. М.: Наука, с. 76—121. — *Гроссгейм А. А.* (1940). К систематике древесных пород Кавказа. — Изв. Азерб. фил. АН СССР, т. 5, с. 32—38. — *Деревья* и кустарники СССР. (1951, 1957). Тт. 2, 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 611 с.; 974 с. — *Дорофеев П. И.* (1963а). Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 346 с. — *Дорофеев П. И.* (1963б). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 5—180. — *Дорофеев П. И.* (1973). К систематике ископаемых наяд подрода *Caulinia* (Willd.) Aschers. — Бот. журн., т. 58, № 3, с. 385—394. — *Дорофеев П. И.* (1974). *Cabombaceae.* — В кн.: Ископаемые цветковые растений СССР, т. 1. Л.: Наука, с. 52—62. — *Дорофеев П. И.* (1977). Симбугинская флора. — В кн.: Фауна и флора Симбугино. М.: Наука, с. 35—86. — *Дорофеев П. И.* (1978). К систематике неогеновых *Caulinia* Willd. — Бот. журн., т. 63, № 8, с. 1089—1101. — *Колесникова Т. Д.* (1962). О новой находке межледниковой флоры у г. Старицы Калининской области. — ДАН СССР, т. 146, № 6, с. 1412—1413. — *Определитель* высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. (1981). Л.: Наука, 376 с. — *Флора* европейской части СССР. (1979). Т. 4. Л.: Наука. 355 с. — *Флора* СССР. (1934). Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 302 с. — *Baas J.* (1932). Eine frühdiluviale Flora im Mainzer Becken. — Zeitschr. f. Bot., Bd 25, № 6—7, S. 289—371. — *Caspary R.* (1856). Les Nymphaeacees fossiles. — Ann. Sci. Natur. (Paris), vol. 4, Bot., № 6, p. 216—221. — *Koch H.* (1931). Zur Gliederung der Cattung *Brasenia* auf Grund der Samenvariabilität. — Senckenbergiana, Bd 13, № 5—6, S. 214—228. — *Mädler K.* (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt am Mein. — Abh. Senckenberg. Natur. Ges., Bd 446, S. 3—202. — *Szafer W.* (1954). Pliocenska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do pleistocenu. Warszawa, Wyd. geologiczne. 240 S. (Inst. geologiczny. Prace, vol. 11). — *Weber C. A.* (1892). Über *Cratopleura holsatica*, eine interglaciale *Nymphaeaceae*, und ihre Bedeutung zu *Holopleura victoria* Casp. sowie zu recenten *Nymphaeaceae.* — Neues Jahrb. f. Mineral. Geol. und Palaeonthol., S. 114—137. — *Weberbauer A.* (1893). Ueber die fossilen Nymphaeaceen—Gattungen *Holopleura* Caspary und *Cratopleura* Weber und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung *Brasenia.* — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd 11, S. 336—374.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.
Получено 12 I 1983.

УДК 511.5 : 576.312.32/.38 : 574.9 : 582.683.2 (571.65) Бот. журн., т. 69, № 1

А. Н. Беркутенко, С. И. Цитленок, С. В. Пулькина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*BRASSICACEAE*) МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. N. BERKUTENKO, S. I. TZYTLENOK, S. V. PULKINA. CHROMOSOME NUMBERS AND DISPERSAL OF THE *BRASSICACEAE* FAMILY IN THE MAGADAN DISTRICT

Приводятся 18 определений чисел хромосом для 12 видов сем. *Brassicaceae*, произрастающих в Магаданской обл. Для *Draba magadanensis* число хромосом установлено впервые. Новые числа хромосом установлены для *Erysimum boreale* и *Arabis pendula*.

Данная работа является продолжением сообщений о числах хромосом крестоцветных с территории Магаданской обл. (Беркутенко, Гурзенков, 1976). Материалом для изучения числа хромосом послужили первичные корешки проросших семян. Из каждой популяции проанализировано по 25—30 растений. Корешки, предварительно обработанные 0.1%-м раствором колхицина в течение 2 ч, фиксировали спирт-уксусной смесью (3 : 1). Готовили временные препараты, окрашенные гематоксилином по Ю. А. Смирнову (1968). Числа хромосом определены С. И. Цитленок и С. В. Пулькиной.

Семена были собраны А. Н. Беркутенко во время полевых исследований или взяты с гербарных образцов, она же написала комментарии к видам. Гербарные образцы обсуждаемых ниже видов, у которых определяли числа хромосом, хранятся в Институте биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан).

1. *Ermania parryoides* (Cham.) Cham. ex Botsch.

2n=12 — Омсукчанский р-н, пос. Аякс, щебнистое плато, 13 VIII 1980, А. П. Хохряков, С. В. Ершова.

Эндемик крайнего Северо-Востока Азии. Для данного вида известны 2 хромосомных числа: 2n=12 (восточная Чукотка, Лоринские горячие ключи) и 2n=24 (более западные районы Чукотки) (Юрцев, 1975).

У растений с территории Колымского нагорья число хромосом подсчитано впервые. Растения с Колымского нагорья, несмотря на вариабельность своих размеров, степени опушенности и рассеченности листьев, не имеют стойких отличий от имевшихся в нашем распоряжении гербарных образцов с восточной Чукотки, Камчатки и из бассейна р. Анадырь.

Ареал *E. parryoides*, приведенный в «Арктической флоре СССР» (Юрцев, 1975), нуждается в дополнении и уточнении. По личному сообщению Б. А. Юрцева, указание *E. parryoides* для Якутии основано на путанице в этикетировании. Ошибочно указан этот вид и для Аяна (Хабаровский край) в данной сводке, а еще раньше — Н. А. Бушем (1931, 1939) во «Флоре Сибири и Дальнего Востока» и во «Флоре СССР». Э. Л. Регель (Regel, Tilling, 1858), приводя для Аяна *Parrya ermanii* Ledeb. (=*Ermania parryoides*), подчеркивал, однако, что аянские растения значительно отличаются от виденных им образцов Шамиссо *E. parryoides* с Камчатки. Знакомство с гербарными образцами, на которых основано указание *E. parryoides* для Аяна, убеждает в правильности их определения 6 IV 1967 В. П. Бочанцевым как *Smelovskia inopinata* (Kom.) N. Busch. По наблюдениям одного из авторов (Беркутенко), *S. inopinata* встречается в больших количествах на гольцах в окрестностях пос. Аян на щебнистых склонах среди разреженно растущих *Silene stenophylla* Ledeb., *Dicentra peregrina* (J. Rudolph) Makino, *Artemisia lagocephala* (Bess.) DC., *Saxifraga punctata* L., в то время как *Ermania parryoides* там отсутствует.

Дополнением к ареалу *E. parryoides* являются ее местонахождения на островах: Магаданская обл., о. Ольский (ныне о. Завьялова в Тауйской губе), главный хребет, 30 VI 1928, Г. Д. Дулькейт (LE!) (Шишкин, 1936); Камчатская обл., о. Карагинский (Ворошилов и др., 1971); о. Карагинский, верховье р. Сиганетам, 6 IX 1976, А. Е. Кожевников (VLA!).

Не представляет редкости *E. parryoides* на Колымском и Корякском нагорьях (Хохряков, 1976; Харкевич, Буч, 1976). Очень обильным оказался этот вид в верховьях р. Майн в Анадырском р-не. Здесь он произрастает на щебнистом плато в окружении таких гольцовых видов, как *Artemisia arctica* Less., *Salix phlebophylla* Anderss., *Silene stenophylla* Ledeb., *Draba nivalis* Liljebl.

Родственником океанической *E. parryoides* является континентальный эндемичный для Верхояно-Колымской горной страны *Gorodkovia jacutica* Botsch. et Karav., имеющий 2n=12 (Юрцев, 1975).

2. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern.

2n=24 — Анадырский р-н, верховье р. Анадырь, 30 км выше с. Ламутское, щебнистый склон, 15 VIII 1980, А. Н. Полежаев, А. Н. Беркутенко.

2n=24 — там же, 50 км выше с. Ламутское, горная каменистая тундра, 13 VII 1980, они же.

2n=24 — там же, 80 км выше с. Ламутское, мелкощебнистый склон, 10 VII 1980, они же.

Экология и разнообразие чисел хромосом (2n=24, 28, 36, 42) этого сибирско-американского вида рассматривались ранее (Беркутенко, Гурзенков, 1976). Если на Западной Чукотке для него известно 2n=36 (Жукова, 1968; Жукова, Тихонова, 1971), то в бассейне р. Анадырь, как и на Колымском нагорье, пока удалось выявить только 24-хромосомные растения.

3. *Erysimum boreale* C. A. Mey. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 15, 2 : 76.

2n=16 — Анадырский р-н, пос. Ваеги, остепненный склон на левом берегу р. Майн, 15 VIII 1980, А. Н. Беркутенко.

Этот восточно-сибирский вид описан с низовьев Колымы и входит в цикл *E. hieracifolium* L. s. l. Как и многие крестоцветные, он легко сорничает, но в нашем регионе на остепненных склонах, приморских скалах и галечниках является аборигенным.

П. Г. Жукова (Жукова, Петровский, 1977; Жукова и др., 1977) установила для *E. hieracifolium* s. l. с западной Чукотки и из арктической Якутии (окр. пос. Походск) 2n=48. Нужно подтвердить сообщенное ранее (Жукова, 1968) число 2n=14 для *E. hieracifolium* s. l. с западной Чукотки.

Наиболее близкородственный к *E. boreale* — североамериканский апомиктный вид *E. inconspicuum* (S. Wats). McMill. — имеет 2n=54, 81 (Mulligan, Porsild, 1969). Для *E. hieracifolium* s. str. на европейском материале известно 2n=32, 48 («Хромосомные числа цветковых растений» — далее ХЧЦР, 1969).

4. *Erysimum cheiranthoides* L.

2n=16 — Анадырский р-н, 30 км ниже пос. Ваеги, 15 VIII 1980, А. Н. Беркутенко.

T. Ahti (1962) указывает для нашего региона *E. cheiranthoides* ssp. *altum* Ahti, отличающийся от циркумполярного сорного *E. cheiranthoides* ssp. *cheiranthoides* главным образом тем, что ssp. *altum* — двулетнее, сравнительно высокое, крепкое и более облиственное растение по сравнению с однолетним ssp. *cheiranthoides*. По мнению Ahti, ssp. *altum* — аборигенное растение, характерное для речных аллювиев, остепненных скалистых местообитаний, а ssp. *cheiranthoides* — сорное растение. Однако, как справедливо замечает А. И. Толмачев (1975), разграничить на два подвида сильно изменчивые в отношении роста растения *E. cheiranthoides* не представляется возможным. На естественных местообитаниях можно найти мелкие неветвящиеся экземпляры этого вида, и, наоборот, близ поселений человека на сорных местах они могут достигать значительных размеров. *E. cheiranthoides* обычен во всех районах Колымского нагорья. В Чукотском автономном округе он не представляет редкости в бассейне р. Анадырь (окр. пос. Марково, устье Анадыря). А. Т. Реутт (1962) указывает его для Билибинского р-на, а Е. В. Дорогостайская (1972) — также для окр. пос. Провидения на востоке Чукотского п-ова. Установленное нами число на материале из Магаданской обл. подтверждает ранее известное (ХЧЦР, 1969) число, выявленное на европейском материале.

5. *Rorippa barbareifolia* (DC.) Kitag.

2n=16 — окр. Магадана, пойма р. Дукча, галечник, 27 IX 1980, А. Н. Беркутенко.

По E. Hultén (1937), *R. barbareifolia* — североберингийский радиант, его ареал охватывает пространство от оз. Байкал и бассейна р. Лены на западе до дельты р. Маккензи на востоке в северо-западной Канаде. Для Приморья (Ворошилов, 1966) этот вид указан ошибочно. Не подтверждается гербарными материалами и сообщение о произрастании *R. barbareifolia* на Курилах, сделанное K. Miyabe (1890) на основании списка, переданного ему К. И. Максимовичем.

Изучение в природе *R. barbareifolia* подтверждает вывод B. Jonsell (1971) о морфологической однородности, малой изменчивости этого вида. Все образцы *R. barbareifolia* из Магаданской обл. имеют четырехстворчатые плоды.

R. barbareifolia встречается в больших количествах, часто сопутствует человеку, но на аллювиях в поймах рек является аборигенной. В Магаданской обл. северная граница *R. barbareifolia* находится в бассейне р. Анадырь (30 км выше пос. Марково по Анадырю, окр. пос. Усть-Белая и др.).

Установленное нами 2n=16 подтверждает число хромосом у *R. barbareifolia* с Аляски (Jonsell, 1968), Юкона (Mulligan, Porsild, 1968), Байкала.

Родственная *R. palustris* (L.) Bess. — тетраплоид: 2n=32 (Jonsell, 1971).

6. *Arabis pendula* L.

2n=16, 21 — г. Магадан, сорное, 3—5 IX 1979, А. Н. Беркутенко.

На Колымском нагорье немногочисленные местонахождения *A. pendula* приурочены к поселениям человека (Беркутенко, Гурзенков, 1976). В «Арктической флоре СССР» (Толмачев, 1975) этот вид отсутствует, хотя Дорогостайская (1972 : 108) пишет, что *A. pendula* «встречена как антропохор в пос. Провидения 1 IX 1958». Этот сбор принадлежит Н. А. Аврорину, Г. Н. Андрееву, Н. Ф. Михайловой. (LE!).

За пределами СССР *A. pendula* известна не только для Китая и Монголии (Буш, 1926, 1939), но и для лесов северных и центральных районов Хоккайдо и Хонсю (Ohwi, 1965, образцы дублетов из Гербария Макино, MAK!), для п-ова Корея («Flora Coreana», 1974).

Один из диагностических признаков *A. pendula* нуждается в уточнении: у *A. pendula* семена не двурядные, как это принято считать (Воробьев и др., 1966, 1974; Ворошилов, 1966), а однорядные или реже полудвурядные. Это отмечал еще К. А. Мейер (Meyer, 1831), выделивший *A. pendula* в особую секцию *Catalobus* C. A. Mey.

А. Н. Беркутенко и Н. Н. Гурзенков (1976) впервые на материале из Магадана и Хабаровского края установили число хромосом для данного вида 2n=21. Дополнительные исследования позволили в настоящее время выявить у *A. pendula* наряду с неожиданным числом 2n=21 довольно обычное у азиатских видов рода *Arabis* 2n=16. Очевидно, что для выявления цитогеографической картины у данного евразиатского вида требуется изучение кариотипа на протяжении всего ареала.

Пыльца у данного вида не деформированная, трехбороздного типа. Семена имеют всхожесть 100%.

7. *Cardaminopsis lyrata* (L.) Hiit. (=*Arabis lyrata* L.).

2n=16 — Ольский р-н, о. Спафарьева, приморский склон, 12 IX 1980, Г. Л. Антропова.

Современные данные о распространении *C. lyrata* в Арктике и вне ее обобщены в «Арктической флоре СССР» (Толмачев, 1975). Следует добавить, что этот вид указывается также для п-ова Корея («Flora Coreana», 1974 : 347).

Ранее для растений *C. lyrata* с Колымского нагорья, о. Сахалина, окрестностей пос. Аян в Хабаровском крае было установлено 2n=32 (Гурзенков и др., 1976). Диплоидные растения с о. Спафарьева не имеют стойких морфологических отличий от тетраплоидных из вышеупомянутых местонахождений. Оба числа известны для североамериканских образцов *C. lyrata*: 2n=16, 32 (Mulligan, 1964, Канада; Rollins, 1966, Аляска). Близкородственная *C. neglecta* (Schult.) Hayek, произрастающая на Карпатах, также имеет 2n=16, 32 (Mêsiĉek, 1970). Другой родственный вид *C. petraea* рассматривается ниже.

8. *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiit. (=*Arabis petraea* (L.) Lam.).

2n=16 — Омсукчанский р-н, пос. Аякс, галечник, 19 VIII 1980, А. П. Хохряков, С. В. Ершова.

2n=32 — там же, пос. Омсукчан, долина реки, 6 VIII 1980, А. П. Хохряков.

2n=16 — Анадырский р-н, 60 км ниже устья р. Мечкерева, галечник, 14 VII 1980, А. Н. Полежаев, А. Н. Беркутенко.

2n=16 — там же, Новый Еропол, пойма, 30 VII 1980, они же.

2n=16 — там же, р. Анадырь, в 40 км выше с. Марково, галечник, 25 VII 1980, они же.

Буш (1926) на карте распространения мелких видов (по его выражению) из цикла *Arabis petraea* для верховий р. Колымы указывает *A. media* N. Busch. Во «Флоре СССР» (Буш, 1939) он приводит для Лено-Колымского р-на из этого же цикла кроме *A. media* еще и *A. septentrionalis* N. Busch. О том, что *A. umbrosa* Turcz. (=*A. media* N. Busch) и *A. septentrionalis* нечетко отграничены, писал Л. И. Малышев (1965). Толмачев (1975), понизив *A. umbrosa* и *A. septentrionalis* до рангов подвидов, указывает, что провести четкую грань между *A. petraea* ssp. *umbrosa* (N. Busch) Tolm. и *A. petraea* ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm. нельзя. «Нет ни одного признака, — пишет Толмачев (1975 : 95), по наличию которого одна из них всегда бы отличалась от другой. Часть же северносибирского материала по *A. petraea* может с одинаковым основанием быть относима к ssp. *septentrionalis* или к ssp. *umbrosa*». В то же время Толмачев обращает внимание на то, что сибирские расы *A. petraea* «отнюдь не резко обособлены от европейских форм». B. Jones (1964) указывает, что хотя растения из северо-восточной России выделяют под названием *Cardaminopsis septentrionalis* (N. Busch) O. E. Schulz, признаки, отличающие *C. septentrionalis* от *C. petraea*, нечеткие.

Изучение типового материала по *Arabis septentrionalis* и *A. umbrosa* и новейших сборов, хранящихся в центральных и региональных Гербариях под названиями *A. media*, *A. septentrionalis*, *A. petraea*, а также наблюдения в природе приводят к выводу о большой полиморфности *Cardaminopsis petraea* и невозможности выделения в нем четких таксонов.

В настоящее время вместо *Arabis arenicola* (Richards.) Gelert (Hultén, 1968) для Аляски указывается *A. media* (Hultén, 1973). A. Porsild (1974) считает *A. arenicola* эндемичным видом для восточной арктической Америки и Гренландии, западную границу его он проводит по 110° з. д. Однако *A. arenicola* описан для арктической Америки между 107 и 150° (Hooker, 1833). O. Gelert (1897), знакомый с типом *A. arenicola*, указывал его для арктической Америки от Аляски до Лабрадора и для западной Гренландии. Согласно Gelert, *A. arenicola* близка к *A. petraea* и замещает в Америке и Гренландии *A. petraea*. Близкородственными считает эти два вида и T. Böcher (1966). Виденный нами образец *A. arenicola* var. *pubescens* (S. Wats.) Gelert: «Arctic coast of Alaska, Meade River, July, 18, 1966, G. Argus, W. Chunys» (MHA) чрезвычайно сходен с образцами, определенными Бушем как *A. media* var. *angustifolia* N. Busch, например: «Долина Анадыря от с. Марково до устья, Майнские холмы, 1903—07, Н. Сокольников» (LE).

Вопрос о степени родства или возможном тождестве *A. arenicola* и *Cardaminopsis petraea* требует изучения с привлечением обширного североамериканского материала.

На европейском материале для *C. petraea* известно 2n=16, 32 (ХЧЦР, 1969). Из арктической Якутии (Жукова и др., 1977), с западной Чукотки (Жукова, Петровский, 1977), с о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972) сообщалось 2n=16. *Arabis arenicola* : 2n=16 (Böcher, 1966).

9. *Draba magadanensis* Berkut. et Khokhr.

2n=16 — окр. Магадана, 23 км по трассе Магадан—Армань, щебнистый склон, 1 VII 1980, А. Н. Беркутенко.

Число хромосом подсчитано у образцов из locus classicus. Вид известен еще на Ольском плато на юге Магаданской обл. В роде *Draba* более обычны полиплоиды с довольно высокими хромосомными числами, например на Северо-Востоке СССР *D. stenopetala* Trautv.: 2n=64; *D. barbata* Pohle: 2n=100; *D. alpina* L.:

2n=64, 80, 112; *D. hirta* L.: 2n=64, 80; *D. juvenilis* Kom.: 2n=48, 64; *D. ochroleuca* Bunge: 2n=60 (Беркутенко, 1980).

2n=16 имеют *D. sibirica* (Pall.) Thell., *D. fladnizensis* Wulf., *D. subcapitata* Simm. и ниже рассматриваемые *D. nivalis*, *D. nemorosa*.

D. incerta Payson, родственная *D. magadanensis*, произрастает в Скалистых горах Северной Америки и дизъюнктивно на п-ове Гаспе в Квебеке, имеет 2n=112 (Mulligan, 1972).

10. *Draba nivalis* Liljebl.

2n=16 — Анадырский р-н, устье р. Мечкерева, щебнистое плато, 8 VII 1980, А. Н. Беркутенко, А. Н. Полежаев.

Еще одно определение числа хромосом у этого вида, подтверждающее такое же число, много раз определенное у растений из самых различных пунктов почти циркумполярного, преимущественно арктического ареала и позволяющее судить о стабильности хромосомного числа у *D. nivalis* (Беркутенко, Гурзенков, 1976).

Для близкородственного азиатско-американского *D. lonchocarpa* Rydb. сообщалось 2n=16 (Mulligan, 1974, Канада; Жукова, Тихонова, 1971, Чукотка) и 2n=32 (Жукова, Петровский, 1977, пос. Билибино).

11. *Draba parvisiliquosa* Tolm.

2n=32 — Анадырский р-н, 40 км выше с. Ламутское, горная каменистая тундра, 14 VII 1980, А. Н. Полежаев, А. Н. Беркутенко.

Этот преимущественно арктический вид, описанный с Таймыра, указывается только для Сибири. Сравнительно недавно Porsild (1974) описал с юго-западного Юкона новый вид *D. jukonensis* A. Pors. Фотография этого вида и его описание удивительно напоминают *D. parvisiliquosa*, обитающего по остепненным склонам р. Колымы и ее притокам. Для него характерно обилие простых волосков на листьях. Иногда попадаются экземпляры, у которых листья покрыты одними простыми или вильчатыми волосками. Не является ли *D. jukonensis* близкородственным или тождественным *D. parvisiliquosa*?

Определенное нами число хромосом для *D. parvisiliquosa* подтверждает установленное П. Г. Жуковой и соавторами (1977) такое же число на материале из арктической Якутии.

12. *Draba nemorosa* L.

2n=16 — Анадырский р-н, пос. Ламутское, у дороги, 17 VII 1980, А. Н. Полежаев, А. Н. Беркутенко.

Широко распространенный в умеренных зонах северного полушария вид. Единственный среди встречающихся в Магаданской обл. представителей рода *Draba* однолетний вид. Приурочен к поселениям человека. В нашем регионе встречаются растения только с голыми стручочками (*D. nemorosa* var. *leiocarpa* Lindbl.).

Наше определение подтвердило ранее известное для *D. nemorosa* число, установленное как на европейском материале (ХЧЦР, 1969), так и на североамериканском (Mulligan, 1975).

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1980). Крестоцветные юга Магаданской области. Автореф. канд. дис. Томск. — *Беркутенко А. Н., Гурзенков Н. Н.* (1976). Хромосомные числа и распространение крестоцветных (*Cruciferae*) на юге Магаданской области. — Бот. журн., т. 61, № 11. — *Буш Н. А.* (1926). Род *Arabis* L. — В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, т. 4. Л.: Изд-во АН СССР. — *Буш Н. А.* (1931). Род *Parrya* R. Br. — В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, т. 6. Л.: Изд-во АН СССР. — *Буш Н. А.* (1939). Роды Резуха — *Arabis* L., Христолея — *Christolea* Camb. — В кн.: Флора СССР, т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.; Наука. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Доронина Ю. А., Егорова Е. М., Нечаева Т. И., Пробатова Н. С., Толмачев А. И., Черняева А. М.* (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука. — *Ворошилов В. Н.* (1966). Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука. — *Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г.* (1971). К флоре о. Карагинский. — В кн.: Биологические ресурсы суши Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. — *Гурзенков Н. Н., Беркутенко А. Н., Стародубцев В. Н.* (1976). Кариологические особенности некоторых крестоцветных (*Brassicaceae*) Колымского нагорья. — В кн.: Биологические

проблемы Севера, VII симп.. Ботаника (тез. докл.). Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР. — *Дорогостайская Е. В.* (1972). Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л.: Наука.— *Жукова П. Г.* (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, 3. — Бот. журн., т. 53, № 3. — *Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д.* (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. — Бот. журн., т. 62, № 2. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., т. 56, № 2. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля, 2. — Бот. журн., т. 57, № 4. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений западной Чукотки, III. — Бот. журн., т. 62, № 8. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. — Бот. журн., т. 56, № 6. — *Малышев Л. И.* (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука. — *Реутт А. Т.* (1962). Некоторые сведения о сорняках Крайнего Северо-Востока СССР. — В кн.: Краев. записки, т. 4. Магадан. — *Смирнов Ю. А.* (1968). Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, т. 10, № 12. — *Толмачев А. И.* (1975). Роды *Arabis* L. — Резуха, *Erysimum* L. — Желтушник. — В кн.: Арктическая флора СССР, т. 7. Л.: Наука. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г.* (1976). Сосудистые растения северной Корякии. — Бот. журн., т. 61, № 8. — *Хохряков А. П.* (1976). Материалы к флоре южной части Магаданской области. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток; Изд-во ДВНЦ АН СССР. — *Хромосомные* числа цветковых растений. (1969)/Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука. — *Шишкин И. К.* (1936). К флоре Ольского острова в Тауйской губе Охотского моря. — Вестн. ДВФ АН СССР, т. 18. — *Юрцев Б. А.* (1975). Род *Ermania* Cham. ex Botsch.— Эрмания. — В кн.: Арктическая флора СССР, т. 7. Л.: Наука. — *Ahti T.* (1962). On the taxonomy of *Erysimum cheiranthoides* L. (*Cruciferae*). — Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, vol. 12. — *Böcher T. W.* (1966). Experimental and cytological studies on plant species, 9. Some arctic and montane Crucifers. Biol. Meddel. Kong. Danske Vid. Selsk., vol. 14. — *Flora* Coreana. (1974). Vol. 2. Phyonguang, Ed. Acad. Sci. RPDC. — *Gelert O.* (1897). Notes on arctic plants. — Bot. Tidsskr., vol. 21, № 2. — *Hooker W. I.* (1833). Flora boreali-americana, vol. 1. London. — *Hultén E.* (1937). Outline of the history of Arctic and Boreal biota during the Quaternary period. Stockholm. — *Hultén E.* (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford, California. — *Hultén E.* (1973). Supplement to flora of Alaska and neighbouring territories. — Bot. Not. (Lund), vol. 126. — *Jones B. M.* (1964). *Cardaminopsis* (C. A. Mey.) Hayek. — In: Flora Europaea, vol. 1. Cambridge. — *Jonsell B.* (1968). Studies in the north-west european species of *Rorippa* s. str. — Symp. Bot. Upsal., vol. 12, № 2. — *Jonsell B.* (1971). The genus *Rorippa* (*Cruciferae*) in Eastern Sibiria and the Soviet Far East. — Svensk Bot. Tidskr., vol. 65. — *Mêsiĉek J.* (1970). Chromosome counts in *Cardaminopsis arenosa* Agg. (*Cruciferae*). — Preslia, vol. 42. — *Meyer C. A.* (1831). *Arabis* L. In: *Ledebour C. F., Meyer C. A., Bunge A.* Flora Altaica, vol. 3. Berolini. — *Miyabe K.* (1890). The flora of the Kurile Islands, 7. — Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 4, № 7. — *Mulligan G. A.* (1964). Chromosome numbers of the family *Cruciferae*, 1. — Canad. J. Bot., vol. 42, № 11. — *Mulligan G. A.* (1972). Cytotaxonomic studies of *Draba* species in Canada and Aljaska: *D. oligosperma* and *D. incerta*. — Canad. J. Bot., vol. 50, № 8. — *Mulligan G. A.* (1974). Cytotaxonomic studies of *Draba nivalis* and its close allies in Canada and Alaska. — Canad. J. Bot., vol. 52, № 8. — *Mulligan G. A.* (1975). *Draba crassifolia*, *D. albertina*, *D. nemorosa* and *D. stenoloba* in Canada and Alaska. — Canad. J. Bot., vol. 53, № 8. — *Mulligan G. A., Porsild A. E.* (1968). A natural first-generation hybrid between *Rorippa barbareifolia* and *R. islandica*. Canad. J. Bot., vol. 46, № 8. — *Mulligan G. A., Porsild A. E.* (1969). Chromosome numbers of some plants from the unglaciated central Yukon plateau. — Canad. J. Bot., vol. 47, № 5. — *Ohwi J.* (1965). Flora of Japan. Washington. — *Porsild A. E.* (1974). Materials for a flora of Central Yukon territory. — Publ. Bot. Nat. Mus. Canad., vol. 4. — *Regel E., Tiling H.* (1858). Florula Ajanensis. M. — *Rollins R. C.* (1966). Chromosome numbers of *Cruciferae*. — Contrib. Gray Herb. Harv. Univ., 197.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан,
Томский государственный университет.

Получено 28 V 1982.

УДК 581.14 : 582.547.2 Бот. журн., т. 69, № 1

Г. А. Лукина

РЯСКОВЫЕ В ПРИРОДНЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

G. A. LUKINA. DUCKWEEDS UNDER NATURAL AND LABORATORY CONDITIONS

Представлены результаты натурных и лабораторных наблюдений жизненного цикла рясковых. На основании многолетних наблюдений установлено, что представители рода *Lemna* цветут ежегодно и что образование турионов у *Spirodela polyrhiza* происходит не только осенью, но и в периоды активного роста при резкой смене температуры и освещенности. УФ облучение позволяет отличить плоскую форму *Lemna gibba* от *L. minor*.

Многолетние натурные и лабораторные наблюдения представителей родов *Spirodela* Schleid. и *Lemna* L. позволили уточнить некоторые этапы развития этих растений. Полевые наблюдения в период подготовки к покою ряски малой *L. minor* L., ряски горбатой *L. gibba* L., ряски трехдольной *L. trisulca* L. показали, что их морфологические и физиологические изменения имеют большое сходство: замедляется рост, накапливается крахмал, листецы округляются и утолщаются, уменьшается число листецов в одном растении до 1—2. Растения *L. minor* и *L. gibba* из поверхностно плавающих становятся полупогруженными, что позволяет им избежать вмерзания в лед.

Весной, после таянья льда, перезимовавшие растения всплывают, дают начало новым и отмирают. Скорость удвоения числа листецов при благоприятных условиях составляет (по нашим данным) 2—3 суток, а по сухому веществу — 5—6.

Как показали наши (1972—1980 гг.) наблюдения, все три вида рода *Lemna* цветут ежегодно, несмотря на различие метеорологических условий. Период цветения оказался растянутым: цветущие экземпляры встречались в течение июня—августа. Соцветия этих видов сходны. В природе цветущие растения находятся вперемежку с нецветущими, однако соцветия всегда появляются на меньшей половине листеца. Цветущие растения *L. minor* и *L. gibba* сходны по размерам с вегетативными, но под бинокуляром можно наблюдать закладки листецов и их соцветий (Cleland, Briggs, 1967).

Нам удалось выявить две формы *L. trisulca*, различающиеся между собой способом вынесения соцветия на поверхность. Цветоносные растения первой формы представляют собой отдельный от полупогруженного растения листец, сходный по форме с вегетативным, который всплывает на поверхность, и соцветие оказывается над водой. Другая форма этого вида специального цветоносного листеца не имеет, всплывает все растение, а листец с соцветием выносится на поверхность. Ранее та и другая цветоносные формы описаны как единственно существующие (Ростовцев, 1905; Иванова, 1970).

Наблюдения показали, что плодоносящие растения легко отличить от вегетирующих по темно-бурому, позднее беловатому плоду. Зрелые семена высыпаются и опускаются на дно. Лабораторными опытами установлено, что для прорастания необходим период охлаждения (5—10° C) не менее одного месяца, поэтому можно считать, что в природных условиях они прорастают лишь весной, хотя в литературе имеются указания на возможность прорастания семян той же осенью (Ростовцев, 1905; Sculthorpe, 1967).

Культивирование рясковых в лабораторных условиях дает возможность уточнить некоторые этапы в цикле их развития и причины, их обусловливающие. Мы попытались получить покоящиеся почки *Spirodela polyrhiza* в марте путем понижения температуры среды, так как образование турионов у этого вида чаще всего связывалось с понижением температуры (Ростовцев, 1905; Schulz, 1962). Опытную культуру этого вида помещали в камеру искусственного климата, где она находилась в течение трех недель при температуре 10 °C и 10-часовом периоде освещения в 5 тыс. лк. За это время никаких изменений не наблюдали. Затем сосуды с опытными растениями были помещены в люминостат при 25 °C и той же освещенности. Через 9 сут образовалось большое число почек, которые, как и в естественных условиях, опустились на дно сосуда.

В естественных условиях летом удалось наблюдать образование турионов у *S. polyrhiza* при увеличении солнечной инсоляции и связанным с этим повышением температуры. Получение покоящихся почек в лабораторной культуре и наблюдения за их образованием в природе позволяет заключить, что формирование турионов у этого вида происходит не только осенью, но и летом при резкой смене температуры и освещенности.

Различие условий осеннего и весеннего сезонов заключается в разной освещенности. Можно было предположить, что для прорастания почек необходим определенный уровень освещенности. Для проверки этого предположения в колбочки с минеральной средой помещали по 5 почек *S. polyrhiza*. Колбочки переносили в камеру искусственного климата с освещенностью 5 тыс. лк (период освещенности по 10 ч) и температурой 10°. При таких условиях почки не прорастали в течение месяца, в то время как в люминостате при 25° и такой же освещенности почки через сутки дали корешки, а затем и новые растения. Установили, что для всплывания почек на поверхность необходима интенсивность света не менее 3 тыс. лк и температура выше 15°.

Получение зимующих почек позволило наблюдать прорастание турионов и скорость образования молодых растений. В течение первых суток образуются 2 первых корешка, на вторые сутки растение уже состоит из двух листецов и 3—4 корешков, за третьи сутки происходит увеличение размеров листецов, при этом больших размеров достигают позднее появившиеся листецы. В последующие сутки образуются новые листецы и корешки, пока колония одного растения не достигнет 6—8 листецов и не начнет делиться.

Цветение рясковых можно наблюдать не только в водоеме, но и в лабораторных условиях. В последнем случае оно достигается изменением спектрального состава света и периода освещения (Hillman, 1958; Cleland, Briggs, 1967, 1969), добавлением хелатирующих соединений (Gupta, Maheshwari, 1970), облучением ультрафиолетом (Schulz, 1962). В наших опытах использовалось УФ облучение. Источником УФ служили лампы БУВ-30, расположенные на высоте 1 м от облучаемых образцов. Энергия облучения в этих условиях равнялась 4300 эрг/см^2 в мин. Облучение проводили в марте в темной камере. Облученные образцы *L. minor*, *L. gibba* и *S. polyrhiza* сразу же переносили в люминостат, где освещенность составляла 5 тыс. лк. Время облучения различных вариантов составляло от 30 с до 20 мин в сутки. Такая обработка повторялась в течение 10 сут, после чего опытные культуры помещали в люминостат. Образцы *L. minor* и *S. polyrhiza* не зацветали. Десятикратное облучение по 10 мин привело к зацветанию *L. gibba*. Облучали плоскую форму *L. gibba*. Цветение продолжалось с марта по сентябрь и закончилось нормальным плодоношением. Семена были собраны, залиты водой и помещены в холодильник с температурой 5°. После 5 месяцев пребывания в холодильнике была сделана попытка их прорастить. Удалось установить, что они прорастают лишь на свету при температуре не ниже 18°. Семена проросли в январе.

Полученная из семян культура вновь была подвергнута УФ облучению по той же схеме. Время облучения составляло 2, 5 и 10 мин. Раньше и обильнее зацвела *L. gibba*, облучавшаяся 10 мин, затем зацвели образцы, облучавшиеся 5 и 2 мин. Цветение наблюдали и у нескольких контрольных экземпляров, которые облучению в данном поколении не подвергались, но были получены из семян ранее облученных растений. В результате цветения облученных образцов снова были получены и собраны семена. Число полученных семян было пропорционально дозе облучения (см. таблицу). Собранные семена вновь помещали для прорастания в люминостат. Скорость прорастания семян разных сроков УФ облучения оказалась различной. Полученные из этих семян растения зацвели в январе без дополнительного УФ облучения. Сроки и интенсивность цветения зависели от дозы облучения родительских растений.

Результаты опытов показали, что под действием УФ радиации происходят стойкие изменения в клетках растений, которые сохраняются как в семенах, так и в вегетативных поколениях. Эти изменения вызывают не только цветение, но и сокращение цикла развития облученных растений, что выражается в более ранних сроках цветения и плодоношения.

Влияние УФ облучения на рост и плодоношение *Lemna gibba*

Время облучения, мин	Число листецов		Сухой вес, мг		Число семян
	исходное	конечное (13 сут)	исходный	конечный (13 сут)	
0	30	477	1.9	26.4	64
2	30	498	1.9	26.0	100
5	30	541	1.9	26.46	326
10	30	665	1.9	29.04	990

При культивировании *L. gibba* подтвердилось отмеченное многими авторами явление исчезновения горбатости (Kandeler, 1975; Landolt, 1975). При этом данный вид становится морфологически идентичным *L. minor*. Исчезновение горбатости особо четко проявляется при перенесении культур из природы в лабораторные условия. Некоторые авторы связывают образование подушечки на нижней поверхности листеца *L. gibba* с наличием в среде хелатирующих соединений (Pieterse e. a., 1970; Pieterse, 1975; Landolt, 1975). Однако ареалы ряски малой и ряски горбатой в отдельных районах перекрываются или даже оба вида присутствуют в одном водоеме, поэтому трудно представить столь локальные изменения химического состава воды одного и того же водоема.

Наши наблюдения за *L. gibba* показали, что перенесение растений в лабораторные условия даже в природную воду того же водоема, где они обитали, не позволяет сохранить признак горбатости, поэтому наиболее четким различием между видами *L. minor* и *L. gibba* остается число семян в плоде. Наши материалы позволяют различать эти два вида по реакции на УФ облучение: горбатая ряска реагирует зацветанием, малая оказалась в этом отношении инертной.

Наблюдения за некоторыми рясковыми в природе и опыты с ними в лаборатории позволили уточнить некоторые моменты цикла развития этих растений.

1. Образование турионов у *S. polyrhiza* происходит не только осенью, но и при резкой смене температуры и освещенности в период роста.

2. Цветение рясковых в природе — явление обычное; сроки цветения очень растянуты.

3. Семена прорастают весной, так как для их дозревания необходим период охлаждения.

4. УФ облучение является одним из дифференцирующих факторов, позволяющих отличать плоскую форму *L. gibba* от *L. minor*, а также способно изменять жизненный цикл некоторых рясковых.

ЛИТЕРАТУРА

Иванова И. Е. (1970). Некоторые вопросы цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. Gray). — Бот. журн., т. 55, № 5. — *Ростовцев С. И.* (1905). Биолого-морфологический очерк рясок. М.: Типо-литография. — *Cleland C. F.*, *Briggs W. R.* (1967). Flowering responses of the long-day plant *Lemna gibba* G-3. — Plant Physiol., vol. 42, № 11. — *Cleland C. F.*, *Briggs W. R.* (1969). Gibberellin and CCC effects on flowering and growth in the long-day plant *Lemna gibba* G-3. — Plant Physiol., vol. 44, № 4. — *Gupta S.*, *Maheshwari S. C.* (1970). Growth and flowering of the *Lemna paucicostata*. I. General aspects and role of chelating agents in flowering. — Plant and Cell Physiol., vol. 11, № 1. — *Hillman W. S.* (1958). Photoperiodic control of the flowering in the *Lemna perpusilla*. — Nature, vol. 181, № 1275. — *Kandeler R.* (1975). Species delimination in the genus *Lemna*. — Aquatic Bot., vol. 1. — *Landolt E.* (1975). Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba* — *Lemna minor* group. — Aquatic Bot., vol. 1. — *Pieterse A. H.* (1975). Physiological, morphological and anatomical aspects of gibbosity in *Lemna gibba*. — Aquatic Bot., vol. 1. — *Pieterse A. H.*, *Bhala P. R.*, *Sabharwal P. S.* (1970). Investigation of the effects of metal ion and chelating agents on the growth and flowering of *Lemna gibba* G-3. — Plant and Cell Physiol., vol. 11, № 5. — *Schulz B.* (1962). Wasserlinsen. Wittenberg Lutherstadt. — *Sculthorpe C. D.* (1967). The biology of aquatic vascular plants. London.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
п. Борок, Ярославская обл.

Получено 21 IV 1981.

УДК 537.533.35 : 581.84 : 582.564 Бот. журн., т. 69, № 1

И. М. Кравкина, Е. А. Мирославов

УЛЬТРАСТРУКТУРА ВОДОАБСОРБИРУЮЩИХ ВОЛОСКОВ *PITCAIRNIA ANDREANA* (*BROMELIACEAE*)

I. M. KRAVKINA, E. A. MIROSLAVOV. THE ULTRASTRUCTURE OF WATER-ABSORBING TRICHOMES OF *PITCAIRNIA ANDREANA* (*BROMELIACEAE*)

Проведено детальное изучение ультраструктуры клеток водоабсорбирующих волосков *Pitcairnia andreana*. Особое внимание обращено на кутикулярный покров клеток щитка и ножки. Обсуждается механизм поглощения влаги волосками. Высказывается предположение о том, что по клеткам ножки вода передвигается симпластическим путем и, следовательно, отдача ее волоском будет контролироваться протопластами клеток ножки.

Как известно, надземные органы растения способны абсорбировать атмосферную влагу (Haines, 1952; Ketel et al., 1972; Свешникова, 1975). Для выполнения этой функции у некоторых групп растений в процессе эволюции сформировался специальный аппарат. Так, у представителей сем. *Bromeliaceae* имеются высокоспециализированные пельтатные волоски, способные поглощать капли росы и дождя, попавшие на поверхность листа (Sakai, Sanford, 1980), — водоабсорбирующие трихомы.

Изучению структуры водоабсорбирующих волосков бромелиевых посвящен ряд работ, выполненных как на уровне светового микроскопа (Mez, 1904; Krauss, 1949; Benzing, Burt, 1970; Benzing et al., 1976), так и на электронно-микроскопическом уровне (Dolzmann, 1964, 1965; Sakai, Sanford, 1980). Однако субмикроскопическое строение клеток волосков, особенно их оболочек, исследовано еще недостаточно и механизм поглощения воды волосками далеко не полностью выяснен. Неизвестно, в частности, каким образом волоски удерживают поглощенную влагу.

Мы провели детальное изучение ультраструктуры клеток водоабсорбирующих волосков *Pitcairnia andreana*. Особое внимание обращали на кутикулярный покров клеток, поскольку характер кутикулярных отложений должен оказывать существенное влияние на поглощение и удержание влаги волосками.

Материал и методика

Объектом исследования были растения *Pitcairnia andreana* L. из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград). Для фиксации брали участки пластинки зрелых листьев, расположенные между краем листа и центральной жилкой. Кусочки листа вырезали из средней трети листовой пластинки. Фиксацию проводили по обычной методике растворами глутарового альдегида и четырехокиси осмия с последующей заливкой в эпон. Срезы изготовляли на ультратоме Reichert. Исследование материала и съемку производили на электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты исследования

Водоабсорбирующие волоски наблюдаются на обеих сторонах листа *P. andreana*. На абаксиальной стороне листовой пластинки волоски расположены очень плотно (рис. 1), на адаксиальной стороне — значительно реже. Водоабсорбирующий волосок *P. andreana* состоит из многоклеточного однослойного щитка и трехклеточной ножки, погруженной в ткань листа (рис. 2). Клетки щитка полностью дифференцированного волоска мертвые. Их сильно утолщенные оболочки обнаруживают четко выраженную слоистость (рис. 3, *A* — см. вклейку). Под кутикулой выявляется прослойка электронноплотного вещества (рис. 3, *A*, показано стрелками), которая, как известно, состоит из пектинов (Orgell, 1955). Нижняя сторона большинства клеток щитка покрыта очень тонким слоем кутикулы (рис. 3, *A*), во много раз более тонким, чем кутикула основных эпидермальных клеток. Особенно слабо развит кутикулярный покров

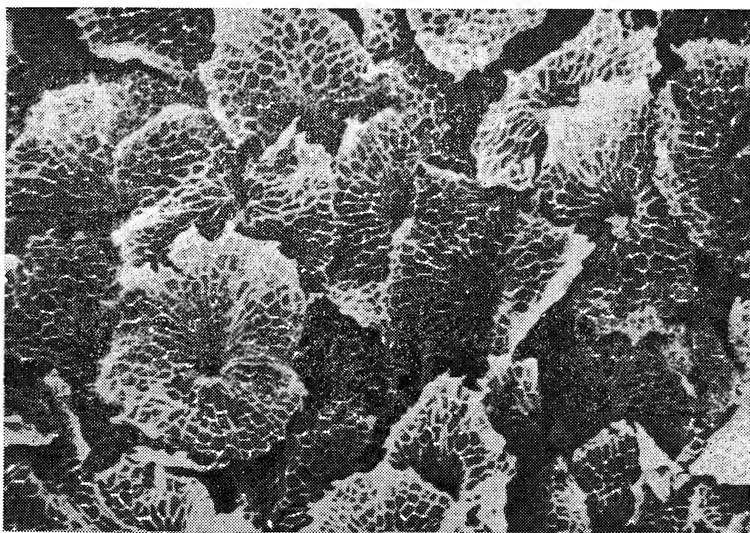


Рис. 1. Абсорбирующие волоски на абаксиальной поверхности листа *Pitcairnia andreana* ×70.

у периферических клеток, где его толщина составляет примерно 0.03 мкм. Лишь несколько центральных клеток щитка имеют кутикулу (рис. 3, *Б*), сравнимую по толщине с кутикулой основных эпидермальных клеток. Толщина кутикулы верхней стороны щитка также увеличивается от периферии к центру, но развита она здесь сильнее, чем кутикула нижней стороны щитка. В кутикуле обеих сторон щитка обнаруживаются хорошо выраженные дендриты.

Клетки ножки живые, содержат богатую органеллами цитоплазму. Прилегающая к щитку верхняя и средняя клетки ножки имеют сходное строение. В центральной части этих клеток располагается крупное ядро амебоидной формы. В уплотненной гиалоплазме выявляются рибосомы, представленные главным образом полисомами. Лейкопласты, митохондрии и эндоплазматический ретикулум являются преобладающими компонентами этих клеток. Мелкие линзовидной и сферической формы лейкопласты образуют большие скопления (рис. 4, *А* — см. вклейку) в базальной части клеток. В их строме обнаруживаются периферический ретикулум, скопления безмембранных трубочек, пластоглобулы с рыхлым осмиофильным содержимым. Гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен в виде длинных и узких цистерн, которые часто расположены параллельно друг другу и боковым клеткам ножки (рис. 4, *А*). Встречаются и короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума с расширениями. Рибосомы покрывают лишь небольшую часть поверхности ретикулярных мембран. Митохондрии мелкие, кристы немного расширены, в матриксе митохондрий видны рибосомы. Аппарат Гольджи не активен, диктиосомы наблюдаются крайне редко, обычно они состоят из 4—5 цистерн. Обнаруживаются микротельца и светлые липидные капли, соизмеримые по размеру с митохондриями. Вакуолизация клеток слабая, вакуоли мелкие. Периплазматическое пространство в клетке, прилегающей к щитку, очень ши-

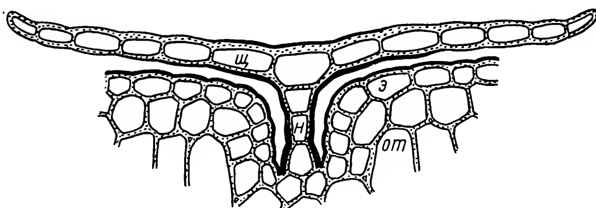


Рис. 2. Схематическое изображение абсорбирующего волоска *Pitcairnia andreana* на поперечном срезе.

н — клетки ножки, *от* — основная ткань листа, *щ* — клетки щитка, *э* — основные эпидермальные клетки.

рокое, часто равное половине толщины периклинальных клеточных стенок ножки волоска.

Базальная клетка ножки имеет просветленную гиалоплазму с небольшим количеством рибосом, часто сгруппированных в полисомы (рис. 4, *Б*). Цитоплазма располагается не только около оболочки, но и в виде широких тяжей заходит в центральную часть клетки. Пластиды мелкие, многочисленные. Ламеллярная система пластид развита слабо, в строме пластид наблюдаются периферический ретикулум и осмиофильные глобулы (рис. 4, *Б*). Митохондрии и микротела также довольно многочисленны; встречаются липидные капли. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, неравномерно покрытые рибосомами, распределены по всей цитоплазме. Местами обнаруживаются особенно большие скопления цистерн с сильно расширенными участками. Много коротких цистерн, напоминающих вакуоли (рис. 4, *Б*). Аппарат Гольджи выглядит более активным, чем в апикальных клетках, наблюдается довольно много пузырьков Гольджи в цитоплазме. Отчетливо выражена асимметричность плазмалеммы, более интенсивно окрашенный слой ее обращен к оболочке.

Все клетки ножки связаны между собой многочисленными плазмодесмами (рис. 3, *Д*). Много плазмодесм локализовано и в стенке, расположенной на границе базальной клетки волоска и подстилающих ее клеток.

Кутикулярный покров клеток ножки развит очень сильно. Наружные стенки клеток кутинизируются почти на всю толщину. Целлюлозная часть стенки, не пропитанная кутином, очень тонкая и неравномерная по толщине, а в отдельных местах на срезе выглядит прерывистой (рис. 3, *Д*). Дендриты в кутикуле ножки выражены неотчетливо. На срезах они имеют вид коротких и длинных нитей, ориентированных вдоль поверхности кутикулы, или отдельных точек (рис. 3, *В*, *Д*).

Основные эпидермальные клетки сильно вакуолизированы. Цитоплазма располагается в виде тонкого пристенного слоя, в котором обнаруживаются мелкие хлоропласты, митохондрии, элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума и довольно активные диктиосомы.

Наружные стенки клеток утолщены. Кутикула эпидермальных клеток пронизана густой сетью дендритов (рис. 3, *Г*).

Обсуждение

Как было показано, клетки волоска, закончившего дифференциацию, существенно различаются по своей структуре. Щиток состоит из отмерших клеток, в то время как клетки ножки слабо вакуолизированы и заполнены цитоплазмой, насыщенной многочисленными органеллами. Резкие различия обнаруживаются в толщине кутикулы клеток волоска. У щитка бо́льшая часть клеток с нижней стороны имеет слаборазвитый кутикулярный покров. Толщина кутикулы у них примерно в 5—7 раз меньше, чем толщина кутикулы основных эпидермальных клеток. Кутикула же клеток ножки развита очень сильно, их оболочки почти полностью кутинизированы. Особенно сильно кутинизация оболочки выражена у средней клетки волоска. Ее наружные стенки пропитаны кутином почти на всю толщину. Столь сильная кутинизация оболочки — явление редкое и обнаруживается главным образом у некоторых клеток секреторных волосков. Согласно широко распространенному мнению, полная кутинизация наружных стенок клеток секреторных волосков исключает передвижение секрета по апопласту и его транспорт по таким клеткам может осуществляться лишь симпластическим путем (Fahn, 1979).

Своеобразный характер кутикулярного покрова клеток водоабсорбирующих волосков, вероятно, также связан с их функциональными особенностями. Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что бо́льшая часть клеток щитка покрыта очень тонким слоем кутикулы, пронизанной сетью дендритов — тончайших канальцев, заполненных пектиновыми веществами (Мирославов, 1974). Такая кутикула, по-видимому, не может служить серьезным препятствием для проникновения воды, особенно при повышенной влажности воздуха. В сухую же погоду, как известно (Moreshet, 1970), проницаемость кутикулы

снижается при понижении влажности воздуха, что, вероятно, в какой-то степени (хотя при столь тонкой кутикуле щитков едва ли значительной) может способствовать удержанию влаги абсорбирующими волосками. Итак, атмосферная влага, попавшая на поверхность листа, впитывается клетками щитка, точнее их оболочками. Из щитка по свободному пространству оболочек вода поступает к клеткам ножки. Наружные стенки клеток ножки сильно вакуолизированы, и передвижение воды по ним, очевидно, значительно затруднено. Следовательно, по клеткам ножки вода должна передвигаться в лист симпластическим путем. Последнее обстоятельство, вероятно, приобретает особое значение при удержании в сухую погоду влаги, поглощенной волоском, так как в процессе его транспирации вода не может передвигаться свободным током по оболочкам клеток ножки, а ее отдача будет контролироваться протопластами, содержащими большое число органелл слабовакуолизированных клеток ножки.

ЛИТЕРАТУРА

Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука. — *Свешникова В. М.* (1975). Водный режим растений пустынь Средней Азии. — Экология, т. 5. — *Benzing D. H., Burt K. M.* (1970). Foliar permeability among twenty species of the *Bromeliaceae*. — Bul. Torr. Bot. Club, vol. 97, № 5. — *Benzing D. H., Henderson K., Kessel B., Sulak J.* (1976). The absorptive capacities of bromeliad trichomes. — Amer. J. Bot., vol. 63, № 7. — *Dolzmann P.* (1964). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Saughaaren von *Tillandsia usneoides* (*Bromeliaceae*). I. Feinstruktur der Kuppelzelle. — Planta, vol. 60, № 5. — *Dolzmann P.* (1965). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Saughaaren von *Tillandsia usneoides* (*Bromeliaceae*). II. Einige Beobachtungen zur Feinstruktur der Plasmodesmen. — Planta, vol. 64, № 1. — *Fahn A.* (1979). Secretory tissues in plant. Acad. Press.: London. — *Haines F. M.* (1952). The absorption of water by leaves in an atmosphere of high humidity. — J. Exper. Bot., vol. 3, № 7. — *Ketel D. H., Dirkse W. G., Ringoet A.* (1972). Water uptake from foliar-applied drops and its further distribution in the oat leaf. — Acta Bot. Neerl., vol. 21, № 2. — *Krauss B. H.* (1949). Anatomy of the vegetative organs of the pineapple *Ananas comosus* (L.) Merr. — Bot. Gaz., vol. 110, № 3. — *Mez C.* (1904). Physiologische Bromeliaceen. — Studien. Jahrb. Wiss. Bot., Bd 40. — *Moreshet S.* (1970). Effect of environmental factors on cuticular transpiration resistance. — Plant Physiol., vol. 46, № 6. — *Orgell W.* (1955). The isolation of plant cuticle with pectic enzymes. — Plant Physiol., vol. 30, № 1—2. — *Sakai W. S., Sanford W. G.* (1980). Ultrastructure of the water-absorbing trichomes of pineapple (*Ananas comosus*, *Bromeliaceae*). — Ann. Bot., vol. 46, № 1.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 XI 1982.

УДК 582.26 : 591.471.1

Бот. журн., т. 69, № 1

И. В. Макарова, В. А. Николаев

ЗАМЕТКИ О РОДЕ *SCHIMPERIELLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, V. A. NIKOLAJEV. NOTES ON THE GENUS *SCHIMPERIELLA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Детальное исследование морфологии панциря *Schimperiella antarctica* выявило на створках подпертые выросты, что позволило поместить этот вид в сем. *Thalassiosiraceae*. Различия в структуре створок между представителями родов *Schimperiella* и *Thalassiosira* недостаточны для их разделения, поэтому первый род ликвидируется и вводится новая комбинация — *Thalassiosira oliveriana* (O'Meara) Makar. et Nikolaev.

Из антарктических вод G. Karsten (1905) описал эндемичный род с двумя видами и поместил его в подсем. *Discoideae*, указав при этом на сходство с родом *Coscinodiscus* Ehr. Характерным признаком для выделения нового рода послужило обнаруженное Karsten различие в структуре обеих створок одного панциря. Для *Schimperiella antarctica* Karsten (1905 : 88, tab. 8, 6a, b) автор дал следующее описание. Створка «a» имеет широкий, нежно радиально заштрихованный край, который благодаря более грубым и менее многочисленным радиальным линиям разделен на участки. Внутренняя от края часть створки — с тонкой

точечностью, точки расположены в более или менее радиальных линиях, в центре створки они располагаются более редко, чем у края. По краю створки точки собраны в дуговидные образования, представляющие собой участки, состоящие из 3—5 концентрических дуг; отдельные концентрические системы пересекаются друг с другом, образуя регулярные чередования.

Другая створка, названная им «б», имеет очень нежную систему радиальных пунктирных линий, клиновидно расположенных и ограниченных близ края линией очень грубых, слегка тангентально вытянутых точек. Диаметр 40 мкм.

Другой вид — *S. valdiviae* (Karsten, 1905 : 88, tab. 8, 7a, b) — отличается от вышеназванного меньшими размерами створок — 20 мкм в диам.; на одной створке более грубые шестиугольные ареолы расположены без особого порядка, а на другой створке радиальные пунктирные линии, образующие клиновидные пучки, не доходят до середины створки.

Позднее I. Hendey (1937) обнаружил эти 2 вида в изученных им образцах из планктона Антарктики. Он дал более подробное описание морфологии створок этих видов и определил род *Schimperiella* в подсем. *Coscinodiscoideae* сем. *Coscinodiscaceae*. Hendey указал также на сходство рода *Schimperiella* с многочисленными антарктическими видами рода *Actinocyclus* Ehr., у которых он также отметил как характерную особенность диморфизм створок. Однако следует указать, что разностворчатость свойственна не только этим родам, но и многим другим центрическим диатомеям (Simonsen, 1979). В значительной степени этой особенностью обладают виды родов *Arachnoidiscus* Deane ex Prith., *Isthmia* Ag., *Hemiaulus* Ehr., *Goniothecium* Ehr., *Charcotia* Perag., некоторые виды рода *Thalassiosira* Cl. и др.

Многие исследователи, изучающие диатомовые водоросли Антарктики, обнаружили *Schimperiella antarctica* в фитопланктоне (Wood, 1960; Козлова, 1964; Fenner et al., 1976), в осадках (Жузе и др., 1962; «Атлас. . .», 1977; Mukhina, 1979), этот вид также был найден в плейстоценовых отложениях субантарктических вод Индийского океана (Abbott, 1974) и моря Беллинсгаузена (Akiba, 1982). В литературе отмечено, что этот вид широко распространен в планктоне и осадках антарктических и субантарктических вод.

F. Hustedt (1958), изучая диатомовые водоросли планктона Антарктики, привел в списке *Micropodiscus oliverianus* (O'Meara) Grun., в синонимику которого включил 5 видов рода *Actinocyclus*, описанных Karsten (1905), и 3 вида — другими исследователями. Karsten (1905) в своей работе указывает 8 видов рода *Actinocyclus*, из которых 7 описаны им как новые для науки. Приведенные им виды различаются между собой или шириной краевой зоны, или расположением ареол, или их частотой расположения в центре створки, причем необходимо отметить, что все эти виды являются переходными формами и по сути их створки за исключением *A. corona* Karsten (1905, tab. 9, *9*) не имеют отличий от одной из створок видов рода *Schimperiella*.

Hustedt (1958) род *Schimperiella* для антарктических вод не приводит. Много позднее, исследуя фитопланктон Антарктики, G. Fryxell и S. El-Sayed (1976) упоминают тоже только *Micropodiscus oliverianus*. В работе же А. П. Жузе с соавторами (1962) приведен род *Schimperiella*, а род *Micropodiscus* Grun. (Grunow in: Van Heurck, 1880—1885) вопреки правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры авторы отвергли и поставили в синонимику к роду *Schimperiella*.

Наши исследования, основанные на материалах 13-й, 18-й и 25-й Советских антарктических экспедиций, также подтвердили несомненное тождество родов *Schimperiella* и *Micropodiscus*, но, согласно приоритету, род *Schimperiella* должен быть сведен в синонимику к роду *Micropodiscus*. Проведенное нами изучение многочисленных экземпляров *Schimperiella antarctica* при помощи сканирующего электронного микроскопа позволило выявить характерные детали морфологии его панциря — наличие подпертых выростов — и отнести его в сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle. Морфологических различий между родами *Schimperiella* и *Micropodiscus* не существует, и они были уже отождествлены (Жузе и др., 1962); что же касается различий между названными родами и родом *Thalassiosira*, то они недостаточны, чтобы послужить основой для их

самостоятельности. Различия заключаются в форме двугубого выроста, который у *Schimperiella* с наружной стороны створки слегка возвышается над ее поверхностью, а с внутренней стороны немного изогнут, возможно, из-за присутствия септы (наши наблюдения). Широкий заштрихованный край у *Schimperiella antarctica* как характерный признак этого вида (Karsten, 1905) не является исключением, так как некоторые виды рода *Thalassiosira* — *T. latimarginata* Makar., *T. gracilis* (Karsten) Hust. (Hustedt, 1958; Макарова, 1975; Fryxell, 1975; Fryxell, Hasle, 1979; Макарова и др., 1981) — также имеют широкий «заштрихованный» край. Последнее объясняется тем, что ареолы у края створки имеют вытянутые в форме цилиндра камеры, что создает эффект штрихов (Fryxell, 1975), поэтому указанные различия между видами родов *Schimperiella* и *Thalassiosira* незначительны, чтобы считать их признаками для родового разделения. Кроме того, другой вид рода *Micropodiscus* — *M. weissflogii* Grun. — уже был отождествлен с одним видом рода *Thalassiosira* — *T. fluviatilis* Hust. и его название послужило базионимом для *T. weissflogii* (Grun.) G. Fryxell et Hasle (1977).

Изучение деталей морфологии панциря и микрофотографирование проведены при помощи сканирующего электронного микроскопа JSM-35 при участии Н. В. Ченцовой, за что авторы выражают ей свою благодарность.

Ниже приводится расширенный и значительно дополненный диагноз изученного нами вида с учетом терминологии, принятой для описания структуры панциря диатомовых водорослей («Предложения. . .», 1977).

Thalassiosira oliveriana (O'Meara) Makar. et Nikolaev comb. nov.

(рис. 1, *1—11*; 2, *1—11* — см. вклейки)

Базионим: *Actinocyclus oliverianus* O'Meara, 1877, p. 58, tab. 1, fig. 7.

Синонимы: *Podosira* (?) *oliveriana* (O'Meara) Grunow in: Van Heurck, 1880—1885, tab. 118, fig. 5; *Micropodiscus oliverianus* (O'Meara) Grunow in: Van Heurch, 1880—1885, tab. 118, fig. 5; *Actinocyclus umbonatus* Castracane, 1886, p. 145, tab. 4, fig. 4; *A. antarcticus* Castracane, 1886, p. 145; *A. antarcticus* Karsten, 1905, p. 91, tab. 9, fig. 2; *A. valdiviae* Karsten, 1905, p. 92, tab. 9, fig. 3; *A. similis* Karsten, 1905, p. 92, tab. 9, fig. 4; *A. janus* Karsten, 1905, p. 92, tab. 9, fig. 7; *A. bifrons* Karsten, 1905, p. 92, tab. 9, fig. 8; *A. excentricus* Peragallo, 1921, p. 75, tab. 6, fig. 6; *Schimperiella antarctica* Karsten, 1905, p. 88, tab. 8, fig. 6a, b; *S. valdiviae* Karsten, 1905, p. 88, tab. 8, fig. 7a, b.

Створки крупные, равномерно выпуклые, 33—50 мкм в диам., сильно окремнелые (рис. 1, *1—3*). Структура створок из локулярных ареол, образующих пучки, в которых ряды ареол обычно параллельны среднему ряду, иногда пучки слабо выражены. Ареолы на одной створке панциря образуют более плотно сомкнутую сеть, 7—8 ареол в 10 мкм (рис. 1, *2*, *7*, *8*; 2, *6*), что отчетливо выражено у края створки (рис. 1, *3*, *7*, *8*) на другой створке они расположены менее густо, особенно близ центра створки, 5—6 в 10 мкм (рис. 2, *1*, *2*), и только у края створки ареолы располагаются гуще, образуя отчетливые радиальные ряды (рис. 1, *5*, *10*; 2, *1*, *5*). Отверстия ареол 0.2—0.4 мкм в диам. находятся в небольшом углублении наружной поверхности створки (рис. 1, *4—6*). Крибрум — на внутренней поверхности, с пореллями, образующими косопересекающиеся ряды, 10 порелл в 1мкм. Загиб створки довольно высокий с радиальными рядами ареол, 12—14 ареол в 10 мкм. На загибе створки ареолы имеют вытянутые цилиндрические камеры (рис. 1, *8*, *9*), что при рассмотрении створки в световом микроскопе создает впечатление заштрихованного края (рис. 1, *1*). С внутренней поверхности створки на границе с загибом находится широкая септа замкнутого типа (рис. 2, *1—4*). На загибе створки два кольца подпертых выростов, 3 выроста в 10 мкм (рис. 1, *2*, *7*, *8*; 2, *2*, *5*), расположенных в более или менее шахматном порядке. На $^1/_2$ или $^1/_3$ радиуса ближе к центру створки находятся 2—4 подпертых выроста (рис. 2, *1*, *6*). Выросты имеют более длинную трубку (рис. 2, *7*, *8*), окруженную четырьмя сопутствующими порами (рис. 2, *9*), на внутренней поверхности створки, а с наружной стороны створки их отверстия не выступают

над поверхностью створки (рис. 1, *2*, *3*, *7*). Двугубый вырост один, расположен на загибе створки (рис. 1, *2*, *3*, *10*). С наружной стороны створки он имеет отверстие с диаметром, бо́льшим, чем у ареолы; отверстие окружено бесструктурным или мелко ареолированным вздутием, возвышающимся над поверхностью створки, напоминающим внешне ложный узелок у представителей рода *Actinocyclus* Ehr. (рис. 1, *4—6*). С внутренней поверхности створки двугубый вырост представлен довольно крупной, очень уплощенной трубкой, слегка изогнутой, с резко расширенной и отогнутой от створки частью, на которой находится щель, направленная перпендикулярно к радиусу створки (рис. 1, *10*; 2, *10*, *11*).

Морской, неритический, антарктический и субантарктический вид, широко распространенный в планктоне и осадках от берегов Антарктиды до зоны антарктической конвергенции (Жузе и др., 1962; Козлова, 1964), вероятно, эндемичный.

Примечание. *Thalassiosira oliveriana* по морфологии и географии близок к *T. gracilis* (Karsten) Hust. и отчасти к *T. latimarginata* Makar. (=*T. trifulta* G. Fryxell). С *T. gracilis* он сходен расположением и типом ареол, строением подпертых выростов, различие состоит в числе подпертых выростов, образующих у *T. oliveriana* два кольца на загибе створки, а у *T. gracilis* — одно кольцо, а также в форме и положении двугубого выроста, который у *T. oliveriana* находится среди подпертых выростов, а у *T. gracilis* — вне этого кольца, ближе к середине створки. Сходство *T. oliveriana* и *T. latimarginata* обнаруживается в наличии у обоих видов септы и длинной части трубок у подпертых выростов с внутренней поверхности створки. Различаются эти виды числом подпертых выростов, их строением: у *T. oliveriana* подпертые выросты имеют четыре подпорки, а у *T. latimarginata* — три; отличаются они и характером расположения ареол на створке.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов. (1977). М.: Наука. — *Жузе А. П.*, *Королева Г. С.*, *Нагаева Г. А.* (1962). Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных осадков Индийского сектора Антарктики. — Тр. Инст. океанол., т. 61. — *Козлова О. Г.* (1964). Диатомовые водоросли Индийского и Тихоокеанского секторов Антарктики. М.: Наука. — *Макарова И. В.* (1975). Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцева моря. — Нов. сист. низших раст., т. 12. — *Макарова И. В.*, *Семина Г. И.*, *Зернова В. В.* (1981). Новые данные о морфологии и распространении двух видов *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., т. 66, № 7. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. (1977). — Бот. журн., т. 62, № 2. — *Abbott W. H.* (1974). Temporal and spatial distribution of pleistocene diatoms from the Southeast Indian ocean. — Nova Hedw., Bd XXV, H. 1—2. — *Akiba F.* (1982). Late quarternary diatom biostratigraphy of the Bellinsgausen Sea, Antarctic ocean. — Rep. Techn. Res. cen., № 16. — *Castracane F.* (1886). Report on the diatomaceae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. — Rep. Sci. Res. Voy. Chall., Bot., vol. 2. — *Fenner J.*, *Schrader H. J.*, *Wienigk H.* (1976). Diatom phytoplancton studies in the Southern Pacific Ocean, and its paleoecological significance. — In: *Hollister C. D.*, *Craddock C.* e. a. Init. Repts. DSDP, vol. 35. Washington. — *Fryxell G. A.* (1975). Morphology, taxonomy and distribution of selected diatom species of *Thalassiosira* Cleve in the gulf Mexico and Antarctic waters. Dissert. doct. philosophy, Texas. — *Fryxell G. A.*, *El-Sayed S. Z.* (1976). Diatoms in phytoplancton sample from the 1907—1909 British Antarctic Expedition. — Antarc. J. Un. St., vol. 11 (1). — *Fryxell G. A.*, *Hasle G. R.* (1977). The genus *Thalassiosira*: some species with a modified ring of strutted processes. — Beih. Nova Hedw., H. 54. — *Fryxell G. A.*, *Hasle G. R.* (1979). The genus *Thalassiosira*: species with internal extention of the strutted processes. — Phycol., vol. 18, № 4. — *Hendey N. I.* (1937). The plancton diatoms of the Southern Seas. — Discov. Rep., vol. 16. — *Hustedt F.* (1958). Diatomeen aus der Antarctis und dem Sudatlantic. Deutsch. antarkt. Exped. 1938—1939. — Wiss. Ergebn., Bd 2, Lief. 3. — *Karsten G.* (1905). Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem material der Deutschen Tiefsee—Expedition 1898—1899. — Wiss. Erg. d. Deutsch. Tiefsee—Expedit. «Valdivia», vol. 2, № 2. — *Mukhina V. V.* (1979). Diatom assemblages in the South East Pacific. — Beih. Nova Hedw., H. 64. — *O'Meara* (1877). On the diatomaceous gatherings made at Kerguelon's Island. — J. Linnean Soc. (Bot.), vol. 15. — *Peragallo M.* (1921). Diatomees d'eau salee. Deux. Exp. Antarct. Franc. 1908—1910. Sci. Natur Docum. Scientif., Bot. — *Simonsen R.* (1979). The diatom system: Ideas on Phylogeny. — Bacillaria, vol. 2. — *Van Heurck.* (1880—1885). Antarctic phytoplankton studies. — Proc. Lin. Soc. New South Wales, vol. 85. — *Wood E. J. T.* (1960). Antarctic phytoplankton studies. — Proc. Lim. Soc. New South Wales, vol. 85, № 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 VI 1983.

УДК 581.8 : 582.998.2 Бот. журн., т. 69, № 1

Н. С. Ханджян

СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЯНОК *HANDELIA* И *ACHILLEA* (*ASTERACEAE*)

N. S. KHANDJIAN. COMPARATIVE MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STUDY OF ACHENES OF *HANDELIA* AND *ACHILLEA* (*ASTERACEAE*)

Выявлены существенные морфолого-анатомические различия семянок представителей родов *Handelia* и *Achillea*, подтверждающие обособленность рода *Handelia*. Вместе с тем в анатомическом строении семянок этих двух родов имеются и черты сходства, которые указывают на близость данных таксонов.

Вид *Handelia trichophylla* (Schrenk) Heimerl первоначально был описан (Schrenk, 1841) в составе рода *Achillea* L. Позднее A. Heimerl (1922) выделил его в самостоятельный род *Handelia* Heimerl, названный так в честь австрийского ботаника H. Handel-Mazzetti. Наше исследование предпринято с целью дать более полную характеристику монотипного рода *Handelia* и провести сравнительное морфолого-анатомическое изучение плодов близкородственных родов *Handelia* и *Achillea*. Поскольку в литературе уже освещены некоторые вопросы, касающиеся карпоанатомии *Achillea* (Humphries, 1977; Ханджян, 1983), в данной работе мы подробно остановимся на строении плода *Handelia*.

Материал для исследования взят из гербарных коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АрмССР (ERE). Стабильность отдельных признаков проверяли на образцах, гербаризированных в разных пунктах ареала вида. Всего анатомически изучено 46 семянок. Постоянные препараты, приготовленные по общепринятой методике, хранятся в ERE.

Род *Achillea*, насчитывающий большое число видов (около 85), широко распространен в умеренных зонах северного полушария, в то время как ареал рода *Handelia* узко локален. Единственный представитель этого рода *H. trichophylla* приурочен к горным районам Средней Азии. Вне СССР он указывался (Цветкова, 1961) для Джунгарии и Кашгарии, хотя S. Hu (1965) исключает его из флоры Китая.

Основное отличие рода *Handelia* от представителей рода *Achillea* заключается в строении плода. Характерной особенностью семянок видов рода *Achillea* являются дорсивентрально-сплюснуто-двухгранная форма, белопленчатые ребра и полное отсутствие коронки (рис. 1, *А*). В отличие от видов рода *Achillea* семянка у *Handelia trichophylla* не сплюснутая, обратноконическая, с нечетко очерченными ребрышками, на верхушке снабжена едва развитой коронковидной однобокой окраиной, которая иногда отсутствует (рис. 1, *Б*, *В*).

У всех исследованных экземпляров *H. trichophylla* на ранних стадиях развития стенка плода неправильной формы с неравномерно расположенными выступами. Основная ткань перикарпия рыхлая. Она представлена изодиаметрическими паренхимными клетками, среди которых выделяются немногочисленные гидроцитные клетки. В перикарпии хорошо различаются также элементы механической ткани, которые, плотно прилегая друг к другу своими вторичными одревесневшими оболочками, образуют 5 механических тяжей. Число последних постоянно для всех изученных семянок. В середине каждого механического тяжа обнаруживаются проводящий пучок или его остатки.

В процессе созревания семянок из-за частичной облитерации и сплющивания слоев перикарпия образуется сравнительно тонкая стенка плода. Семянка приобретает округлую форму с 5, реже 6 слабо выраженными ребрами одинакового размера (рис. 2, *А*). Перикарпий между ребрами 2—3-слойный, а в области ребер — 6—10-слойный (рис. 2, *Б*). Наружная эпидерма представлена слегка радиально вытянутыми клетками, заполненными зернистым содержимым. На верхушках ребер в небольшом количестве обнаруживаются выросты эпидермы в виде ослизняющихся клеток, в межреберных участках редко — в виде многоклеточных трихом (рис. 2, *Б*, *Г*). В области ребер в массе сильно сплющенных клеток паренхимы выделяются механические тяжи и остатки проводящей системы (рис. 2, *Б*). Иногда элементы тканей, состав-

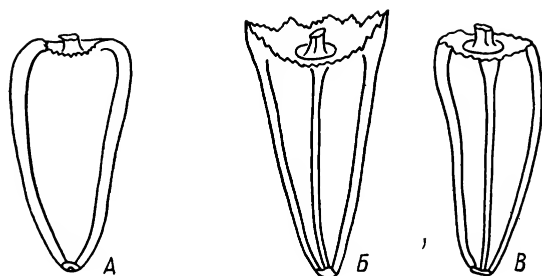


Рис. 1. Семянки *Achillea millefolium* (*А*) и *Handelia trichophylla* (*Б*, *В*).

ляющих ребра, настолько сильно подвержены деформации, что у отдельных семянок среди слоев перикарпия четко очерчиваются только сохранившиеся 1—3 клетки проводящего пучка. В результате облитерации тонкостенной паренхимы, начинающейся еще в незрелых семянках, в местах перехода ребер в межреберные участки образуются две воздушные полости (рис. 2, *Б*).

Спермодерма, отличающаяся от перикарпия темной окраской, немногослойная (рис. 2, *А*, *Б*, *В*). В зрелом плоде она состоит из крупных, темноокрашенных, равномерно утолщенных эпидермальных клеток, вытянутых в радиальном направлении. Идентифицировать сильно сплюснутые клетки интегументальной паренхимы невозможно. При созревании плода проводящий пучок спермодермы обычно разрушается. Он сохраняется лишь в некоторых случаях, образуя слегка волнистую поверхность спермодермального ребра (рис. 2, *В*). Интересно отметить, что подобные один или два ребра, образуемые выступами слоев спермодермы и сохраняющиеся вплоть до зрелости плода, мы наблюдали и у некоторых видов рода *Achillea* (Ханджян, 1983). Эндосперм представлен одним, местами двумя слоями клеток (рис. 2, *Б*, *В*).

Приступая к сравнительному анализу анатомической структуры семянок родов *Handelia* и *Achillea*, мы разделяем мнение ряда авторов (Меликян, Мурадян, 1975; Humphries, 1977), что основное диагностическое значение в трибе *Anthemideae* Cass. имеют следующие признаки: характер симметрии семянок, количество ребер и проводящих пучков, толщина и число слоев перикарпия и спермодермы, структура эпидермы и ее производных (ослизняющиеся клетки, волоски), степень выраженности и расположение механических тяжей, наличие лизигенных полостей, особенности эпидермы спермодермы. Этот ряд признаков, на наш взгляд, следует дополнить также особенностью сохранности элемен-

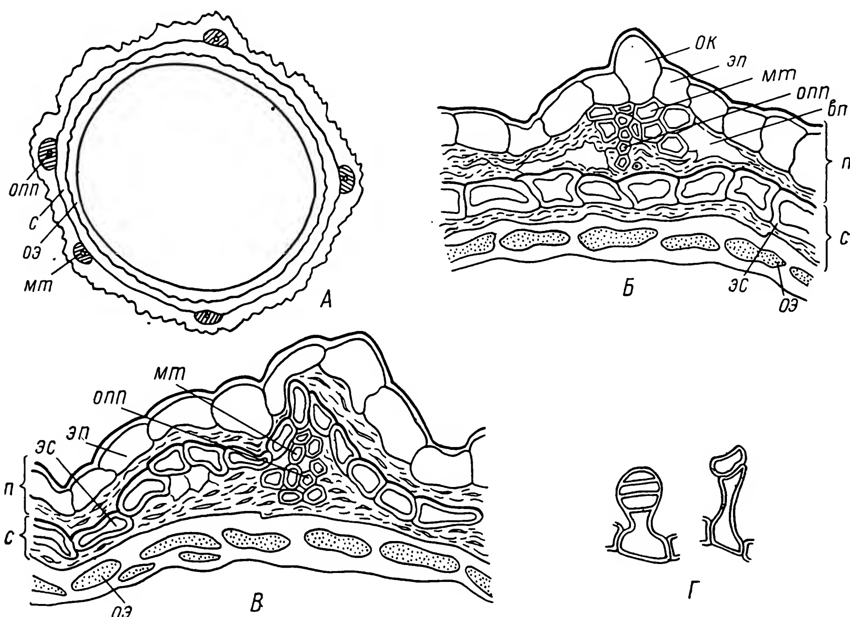


Рис. 2. Строение околоплодника *Handelia trichophylla*.

А — поперечный срез семянки, *Б* — строение перикарпия в области ребра, *В* — строение спермодермального ребра, *Г* — многоклеточные волоски. *п* — перикарпий, *эп* — эпидерма перикарпия, *ок* — ослизняющаяся клетка, *мт* — механическая ткань, *опп* — остатки проводящего пучка, *вп* — воздушная полость, *с* — спермодерма, *эс* — эпидерма спермодермы, *оэ* — остатки эндосперма.

тов проводящего пучка спермодермы, с чем связано наличие ребер спермодермального происхождения.

При сравнении семянок *Handelia trichophylla* с семянками ранее изученных видов рода *Achillea* (Humphries, 1977; Ханджян, 1983) бросаются в глаза имеющиеся существенные морфолого-анатомические различия между ними. Это прежде всего форма семянок, число и расположение ребер, а также внутренняя организация плодов. Для видов рода *Achillea* характерны ребра в числе 2 (Humphries, 1977) — 4 (Ханджян, 1983). При этом на конечной стадии развития 2 сравнительно крупных ребра, сформированных без участия спермодермы, всегда расположены в боковых частях семянки, друг против друга. Маленькие ребра, возникшие либо из перикарпия, либо из спермодермы, находятся между ними. У рода *Handelia* же все 5 ребер одинаковые. Все они образуются исключительно перикарпием. Лишь иногда обнаруживается мало заметное шестое ребро, происходящее из спермодермы. Более того, имеются различия в гистогенезе отдельных структур семенной оболочки. Так, в роде *Achillea* установлено (Ханджян, 1983) довольно частое сохранение в зрелых семянках дериватов проводящей системы, чем обусловлено наличие спермодермального ребра семянки. Однако спермодермальное ребро у *Handelia trichophylla* встречается довольно часто на начальных и лишь изредка на последних стадиях развития семянки. Хорошим отличительным признаком следует считать также наличие многоклеточных волосков у *H. trichophylla*. Именно вышеперечисленные различия в структуре семянок родов *Handelia* и *Achillea* могут служить дополнительными критериями для их разграничения.

Вместе с тем в анатомическом строении семянки *H. trichophylla* имеются детали сходства с видами рода *Achillea*, указывающие на их тесную связь (Heywood, Humphries, 1977). Спермодерма у обоих родов имеет совершенно идентичную структуру: толстостенные, темноокрашенные клетки эпидермы, смятые слои интегументальной паренхимы, а также формирование, а иногда и сохранение в зрелых семянках спермодермального ребра (Ханджян, 1983). Сходными элементами в структуре перикарпия этих двух родов являются лизигенные полости. У *Handelia trichophylla* они возникают еще в начале развития плода и сохраняются в зрелых семянках в том же количестве и в тех же участках оболочки, что и у видов рода *Achillea*. Все это свидетельствует о том, что спермодерме представителей родов *Handelia* и *Achillea* в целом свойствен единый ход формирования структур.

Таким образом, исследование морфолого-анатомического строения плодов представителей родов *Handelia* и *Achillea* наряду с некоторыми чертами сходства выявляет принципиальные различия плодов, свидетельствующие об обособленности рода *Handelia*.

Ниже приводим список изученных образцов *H. trichophylla*.

Казахская ССР: Причуйский Муюн-Кум, пески в долине оз. Карчалы, 13 VI 1930, Ф. Л. Запрягаев, № 2433, ERE; окр. Алма-Аты, 3 VI 1909, В. И. Липский, № 18 326, ERE; Чуйский р-н, Чу-Илийские горы, 13 VI 1926, В. Добров, П. Гомолицкий, LE; б. Семиреченская обл., 3 VII 1887, Ю. Килломан, LE. — Таджикская ССР: долина р. Варзоб, горный склон, 13 VI 1933, Б. А. Федченко, Е. П. Чернова, № 184, LE; Шуган, в долине реки, 26 VII 1901, Б. А. Федченко, LE. — Узбекская ССР: Самаркандская обл., Зеравшанский хребет, ущелье р. Артуч-Дарья, 17 VI 1913, А. И. Михельсон, LE.

ЛИТЕРАТУРА

Меликян А. П., Мурадян Л. Г. (1975). Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., т. 60, № 8. — *Ханджян Н. С.* (1983). Анатомия семянок некоторых видов рода *Achillea* (*Asteraceae*). — Бот. журн., т. 68, № 3. — *Цветкова Л. И.* (1961). Род *Handelia* Heimerl. — В кн.: Флора СССР, т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Heimerl A.* (1922). *Handelia* novum Anthemidearum genus. — Österr. Bot. Zeitschr., Bd 71. — *Heywood V. H., Humphries C. J.* (1977). *Anthemideae* — systematic review. — In: *Heywood V. H., Herborne J. B., Turner B. L.* The biology and chemistry of the *Compositae*, vol. 2. London etc. — *Hu S. V.* (1965). The *Compositae* of China,

vol. 1. — Repr. from Quarterly J. of Taiwan museum, vol. 18, № 1—2. — *Humphries C. J.* (1977). A new genus of the *Compositae* from North Africa. — Bot. Not., vol. 130. — *Schrenk A. G.* (1841). Enumeratio plantarum novarum, vol. 1.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 28 V 1982.

УДК 576.312.37 : 582.98

Бот. журн., т. 69, № 1

А. М. Гельдиханов, О. И. Захарьева

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА *ORMOPTERUM* (*APIACEAE*)

A. M. GELDIKHANOV, O. I. ZAKHARJEVA. KARYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE GENUS *ORMOPTERUM* (*APIACEAE*)

Впервые установлено соматическое число хромосом 2n=22 и описан кариотип у *Ormopterum turcomanicum*. Отмечена кариотипическая неоднородность растений изученной популяции по числу добавочных В-хромосом и по типу спутничных.

Род *Ormopterum* Schischk. включает два вида, распространенных в Туркмении (*O. turcomanicum* (Korov.) Schischk.) и в Пакистане (*O. tuberosum* E. Nasir).

Впервые туркменский вид был описан Е. П. Коровиным (1948) как *Hyalolaena turcomanica* Korov. Позднее Б. К. Шишкин (1950) описал на базе этого вида отдельный род *Ormopterum*. Основными признаками, отличающими его от рода *Hyalolaena* Bunge, являются форма и рисунок поверхности плода, и в особенности строение ребер мерикарпиев, которые покрыты поперечными складками (у рода *Hyalolaena* ребра покрыты перепончато-волнистыми крыльями).

Ormopterum tuberosum описан позднее E. Nasir (1972) из Белуджистана (Пакистан). Этот вид отличается от *O. turcomanicum* формой, размером плода и наличием многочисленных мелких канальцев.

Анализируя признаки родов *Ormopterum* и *Hyalolaena* по литературным источникам и гербарным материалам, мы сочли необходимым провести критическую ревизию рода *Ormopterum* и близких к нему родов с применением различных методов исследования, в том числе и кариологического. В последние годы в нашей стране кариологические данные успешно используются в целях систематики сем. *Apiaceae* Lindl. (Ростовцева, 1976; Ретина, Пименов, 1977; Федорончук, 1977; Клюйков, 1978; Васильева и др., 1981). Род *Ormopterum* кариологически до сих пор не изучался. Материал для исследования (семена и гербарные образцы) мы собрали в июне 1981 г. в Туркмении, на территории Бадхызского заповедника, между урочищами Баба-Чонна и Чайнуры, на песчаных склонах.

Исследование кариотипа проводили на давленых препаратах кончиков зародышевых корешков молодых проростков. Семена проращивали в чашках

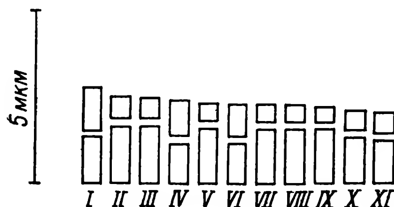


Рис. 1. Идиограмма гаплоидного набора *Ormopterum turcomanicum*.

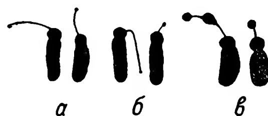


Рис. 2. Спутничные хромосомы *Ormopterum turcomanicum*.

а, б — с булавовидным спутником; *в* — с тандемным спутником.

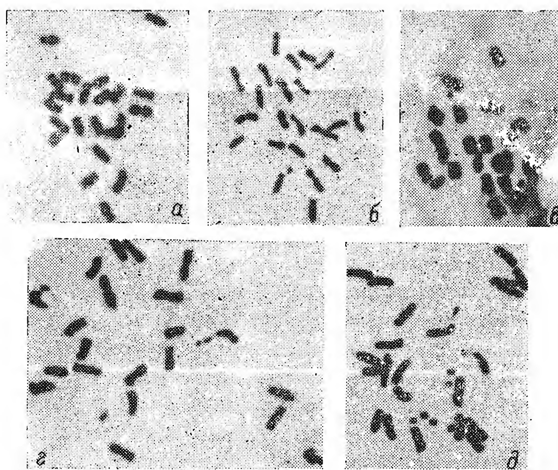


Рис. 3. Микрофотографии метафазных пластинок *Ormopterum turcomanicum.*

а — 2n=22, предобработка колхицином; *б* — 2n=22+B, предобработка монобромнафталином; *в* — 2n=22+2B, предобработка колхицином; *г* — 2n=22+B, предобработка монобромнафталином, спутничные хромосомы с тандемным спутником; *д* — 2n=22+6B, предобработка монобромнафталином.

Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре в лаборатории и в горшках с песком в оранжерее при температуре 15—20 °С. В обоих случаях они прорастали на 8—9-й день после посева, всхожесть 30%. Проведены предобработки: 1) монобромнафталином (насыщенный водный раствор — 2 ч); 2) колхицином (0.01% водный раствор — 1 ч). Фиксация по Батталия (5 : 1 : 1 : 1), окраска по Фёльгену с предварительным гидролизом в 50% HCl в течение 20 мин при комнатной температуре. Препараты с предобработкой колхицином были, кроме того, окрашены ацетогематоксилином (см. рис. 3, *а*). Обработка монобромнафталином лучше выявляет детали морфологии хромосом, а колхицином — сокращает хромосомы и выявляет местоположение центромеры.

Кариотип определяли на метафазных пластинках с приблизительно одинаковой степенью спирализации хромосом. Измерения сделаны на микрофотографиях с увеличением 5000. Определяли длину хромосомных плеч, общую длину каждой хромосомы и центромерный индекс как отношение короткого плеча к длине всей хромосомы (в %). Идиограмма построена в результате измерения шести пластинок (рис. 1).

Для *Ormopterum turcomanicum* мы установили соматическое число хромосом 2n=22, типичное для большинства видов семейства зонтичных. Идиограмма гаплоидного набора и параметры кариотипа представлены на рис. 1 и в таблице. Как видно из таблицы и рис. 1, хромосомы мелкие, постепенно уменьшающиеся в длине: самые больше 2.7, а самые маленькие — 1.9 мкм. В кариотипе имеются одинаковые по длине хромосомы: это III и IV (2.4 мкм), а также VI, VII и VIII (2.2 мкм). Суммарная длина хромосом гаплоидного набора 25.1 мкм. По морфологии три пары (I, IV, VI) — метацентрические, все остальные — акроцентрические. В данном кариотипе, где хромосомы резко разделены на две четкие группы: симметричные равноплечие и несимметричные неравноплечие, мы сочли возможным отнести к акроцентрическим, кроме II, III и IX пар, также V, VII, VIII, X и XI с центромерным индексом >25. VIII пара хромосом спутничные. У *O. turcomanicum* два типа спутничных хромосом: первый — с маленьким булавовидным спутником на довольно длинной нити, которая у гомологов часто неодинакова (рис. 2, *а*, *б*); второй — с довольно крупным

Параметры кариотипа *Ormopterum turcomanicum*

Номер хромосомы	Длина, мкм	Центромерный индекс I^c
I	2.7	48
II	2.5	24
III	2.4	25
IV	2.4	50
V	2.3	26
VI	2.2	46
VII	2.2	27
VIII	2.2	27
IX	2.1	23
X	2.0	30
XI	1.9	31

тандемным спутником, у одного из гомологов этот спутник обычно притянут (рис. 2, *в*, 3, *г*). Спутничная хромосома с тандемным спутником обнаружена у шести растений.

Кроме основного набора хромосом в кариотипах у 45 растений имеются дополнительные В-хромосомы: у 12 растений — 1, у 25 растений — 2 и у 8 растений — 6 В-хромосом (рис. 3, *б—д*). В-хромосомы мелкие, 0.6—0.7 мкм, метацентрические, на некоторых препаратах с хорошо заметной перетяжкой. В настоящее время дополнительные хромосомы известны уже у 5 родов семейства зонтичных (Федорончук, 1977; Мошкович, 1979).

На отдельных препаратах обнаружены тетраплоидные пластинки, указывающие на соматическую полиплоидию у данного вида.

Проведенное нами кариологическое исследование показало, что *O. turcomanicum* обладает специфическим кариотипом, отличающимся от других родов семейства зонтичных. Изученная популяция кариотипически неоднородна: составляющие ее растения различаются по типу спутничных хромосом и по присутствию в кариотипах дополнительных В-хромосом, 2n=22, 22+B, 22+2B, 22+6B.

Не располагая семенами вида *O. tuberosum* и видов рода *Hyalolaena*, в настоящее время мы не имеем возможности сравнить их кариотипы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева М. Г., *Пименов М. Г.*, *Соловьева И. М.*, *Клюйков Е. В.* (1981). Хромосомные числа видов сем. *Umbelliferae* Средней Азии. II. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 12. — *Клюйков Е. В.* (1978). Числа хромосом некоторых видов рода *Elaeosticta* Fenzl. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 9. — *Коровин Е. П.* (1948). Новые виды сем. зонтичных флоры Узбекистана. — Бот. мат. (Ташкент), т. 12. — *Мошкович А. М.* (1979). Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца. — *Ретина Т. А.*, *Пименов М. Г.* (1977). Числа хромосом видов семейства *Umbelliferae* Средней Азии. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 7. — *Ростовцева Т. С.* (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. — Бот. журн., т. 61, № 1. — *Федорончук Н. М.* (1977). Цитотаксономическая характеристика двух видов рода *Trinia* Hoffm. (*Apiaceae*). — Бот. журн., т. 62, № 9. — *Шишкин Б. К.* (1950). Род Ожерельник — *Ormopterum* Schischk. — В кн.: Флора СССР, т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — *Nasir E.* (1972). *Umbelliferae*. — In: Flora of West Pakistan, vol. 20. Pawalpindi.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 IV 1982.

УДК 582 : 581.9 (470.318)

Бот. журн., т. 69, № 1

Г. И. Пешкова, М. С. Хомутова

О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

G. I. PESHKOVA, M. S. KHOMOUTOVA. ON FLORISTIC RESEARCH IN THE KALUGA REGION

Материалом для статьи послужили многолетние (1957—1976 гг.) исследования авторов в Калужской обл., а также обобщение литературных источников. В настоящее время флора Калужской обл. содержит 1092 вида дикорастущих растений, в том числе 30 видов споровых, 3 вида голосеменных, 802 вида двудольных и 257 видов однодольных растений, относящихся к 461 роду 100 семейств. Однако это число не следует считать окончательным, так как недостаточно изучены ряд групп растений (сорно-полевые, весенние и др.). Приводятся наиболее интересные находки, сделанные в Калужской обл. после выхода в свет последней сводки флоры данной территории — «Калужская флора» А. Ф. Флерова (1907—1912).

Изучение флоры Калужской обл. началось еще в XVIII в. А. Ф. Флеров в 1907—1912 гг. издал капитальную сводку по флоре и растительности области «Калужская флора», в которой дал подробный анализ работ своих предшественников (62 работы), а также список дикорастущих и культивируемых растений. По каждому виду Флеров привел краткие сведения по экологии и распространению в пределах Калужской губ., а для более редких — конкретные местонахождения. Для своего времени это была довольно ценная работа,

и, по-видимому, не случайно, что в последующие два десятилетия существенных добавлений к флоре Калужской обл. почти не было. К настоящему времени эта сводка сохраняет свое значение, несмотря на то что номенклатура многих видов, упоминаемых Флеровым, претерпела изменения, да и сам состав флоры несколько изменился, в частности за счет появления ряда заносных видов.

За годы, прошедшие со дня выхода «Калужской флоры», несмотря на фрагментарность флористических исследований в Калужской обл., накоплен значительный новый материал. Перечислим лишь тех авторов, которые своими данными пополнили список Флерова: А. Е. Жадовский (1913) — 2 вида, Н. Л. Дмитриев (1919) — 5 видов, В. Н. Козлов (1935) — 12 видов, А. К. Скворцов (1961, 1969) — 9 видов, 103 вида, не указанных Флеровым для Калужской обл. (или повсеместно в средней полосе), приведены во «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964). Н. А. Егорова и Н. Я. Таскаева (1972) в своей работе указывают 5 видов. 40 видов собрали мы в результате многолетних (1957—1976 гг.) исследований растительного покрова области (Пешкова, 1967, 1974, 1975; Дервиз-Соколова, Хомутова, 1971, 1973; Хомутова, Пешкова, 1973; Пешкова, Хомутова, 1979). В последнее время список видов флоры пополнился преимущественно за счет мало изученной в Калужской обл. адвентивной флоры: Л. Ф. Волоснова (1981) отметила 19 видов, Ю. Е. Алексеев и В. В. Макаров (1981) — 12. В настоящее время для Калужской обл. известно 1092 вида. Наиболее интересными находками, сделанными после выхода в свет сводки Флерова, являются следующие:

1. *Polypodium vulgare* L. Найден Жадовским на Чертовом городище в Перемышльском уезде (ныне Козельский р-н). Вид очень редкий в Средней России, известен из Куйбышевской обл. (Маевский, 1964 : 61) и Звенигородского р-на Московской обл. (Петров, Сафонов, 1967).

2. *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Найден Пешковой (Хомутова, Пешкова, 1973). Эта находка является подтверждением предположения Д. И. Литвинова (1895 : 50) о возможности произрастания этого вида в Калужской обл. Флеров в своем списке этот вид приводит под особым номером (1907—1912 : 187).

3. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub. Редкое в европейской части СССР растение, спорадически встречающееся на большой территории, найдено Хомутовой и Пешковой в Думиничском р-не (Пешкова, 1969 : 760—762).

4. *Cortusa matthioli* L. Вид собран впервые Л. Б. Заугольновой в 1963 г. в окрестностях г. Таруса, неоднократно сборы повторялись там же (Дервиз-Соколова, Хомутова, 1971). В средней полосе известно в качестве редкого растения для Московской обл. (В. Н. Ворошилов и др., 1966 : 262).

Состав флоры Калужской обл. показан в таблице.

Группа растений	Число		
	семейств	родов	видов
Споровые	5	15	30
Голосеменные	2	3	3
Двудольные	76	342	802
Однодольные	17	101	257
Итого	100	461	1092

Наиболее крупными по числу видов являются семейства *Asteraceae* (128 видов), *Poaceae* (96), *Cyperaceae* (64), *Brassicaceae* (55), *Fabaceae* (52), *Rosaceae* (49), *Caryophyllaceae* (48), *Scrophulariaceae* (47), *Lamiaceae* (46), *Apiaceae* (35), *Ranunculaceae* (33). 48 семейств содержат от 2 до 10 видов, 10 семейств — от 11 до 20 видов, 3 семейства — от 21 до 30 видов. По одному виду имеют 28 семейств. Наиболее крупными являются роды *Carex* (46 видов), *Veronica* (18), *Salix* (17), *Hieracium* (16), *Polygonum*, *Potentilla* (по 14), *Ranunculus*, *Trifolium*, *Rumex*, *Galium* (по 12), *Alchemilla*, *Vicia*, *Juncus* (по 11), *Poa*, *Campanula* (по 10).

Среди дикорастущих растений могут быть обнаружены новые виды, так как мы неполно обследовали весеннюю флору и сорную растительность, не было специальных сборов представителей рода *Polygonum*, *Alchemilla*, *Hieracium*. Культивируемая флора по очень неполным данным (почти не учтены декоративные травянистые растения) составляет не менее 65 видов. Принимая во внимание, что во флоре более исследованной в этом отношении соседней Московской обл. более 1300 видов (Ворошилов и др., 1966 : 5), следует ожидать, что и во флоре Калужской обл. насчитывается не меньшее число видов. Необходимо дальнейшее более интенсивное изучение флористических богатств области.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., *Макаров В. В.* (1981). Дополнение к флоре Брянской и Калужской областей. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 9. — *Волоснова Л. Ф.* (1981). Новые материалы к флоре Калужской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 6. — *Ворошилов В. Н.*, *Скворцов А. К.*, *Тихомиров В. Н.* (1966). Определитель растений Московской области. М.: Наука. — *Дервиз-Соколова Т. Г.*, *Хомутова М. С.* (1971). Интересные и новые растения окрестностей Тарусы. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 76, № 4. — *Дервиз-Соколова Т. Г.*, *Хомутова М. С.* (1973). Материалы к флоре Калужской области (окрестности г. Тарусы). — В кн.: Физическая география в педагогическом институте. М.: Изд-во МГПИ. — *Дмитриев Н. Л.* (1919). Заметки по флоре Калужской губернии. 1. — Изв. Калужск. общ. испыт. природы местного края, т. 3. Калуга. — *Егорова Н. А.*, *Таскаева Н. Я.* (1972). Флора и краткий обзор растительности района Сатинской географической станции Московского университета. М.: Изд-во МГУ. — *Жадовский А. Е.* (1913). Материалы по географии *Polypodium vulgare* L. — Тр. Бот. муз. Акад. наук, т. 10. — *Козлов В. Н.* (1935). Список новых и редких растений Жиздринского района Западной области. — Научн. изв. н.-и. инст. Западной области (ЗОНИ), Ботаника, т. 2. Смоленск. — *Литвинов Д. И.* (1895). Список растений, дикорастущих в Калужской губернии с указанием полезных и вредных. Калуга. — *Маевский П. Ф.* (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л.: Колос. — *Петров В. В.*, *Сафонов В. П.* (1967). Находка папоротника *Polypodium vulgare* L. в Московской области. — Бот. журн., т. 52, № 5. — *Пешкова Г. И.* (1967). О новых и редких растениях Калужской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 12. — *Пешкова Г. И.* (1969). Об экологии плауна топяного *Lepidotis inundata* (L.) Börner и его произрастании в Калужской области. — Бот. журн., т. 54, № 5. — *Пешкова Г. И.* (1974). Материалы к флоре северо-запада Калужской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 1. — *Пешкова Г. И.* (1975). Находки некоторых сорных и заносных растений в Калужской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 80, № 6. — *Пешкова Г. И.*, *Хомутова М. С.* (1979). Новые материалы к флоре Калужской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, т. 8. — *Скворцов А. К.* (1961). Некоторые новые данные о флоре Смоленской и Калужской областей. — Бот. мат. (Ленинград), т. 21. — *Скворцов А. К.* (1969). О распространении элементов Окской флоры в южных районах Московской области и в соседних районах Тульской и Калужской областей. — В кн.: Растительность и почвы Нечерноземного центра европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ. — *Флеров А. Ф.* (1907—1912). Калужская флора, тт. 1—3. Калуга. — *Флора* европейской части СССР. (1974—1981). Тт. 1—5. Л.: Наука. — *Хомутова М. С.*, *Пешкова Г. И.* (1973). О новых и редких растениях юго-запада Калужской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 78, № 4. — *Черепанов С. К.* (1981). Сосудистые растения СССР. Л.: Наука.

Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева,
Московский государственный педагогический
институт им. В. И. Ленина.

Получено 19 X 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 56 : 581 (116.3) (—925.16)

А. И. Киричкова, В. А. Самылина

НОВЫЙ ВИД РОДА *CZEKANOWSKIA* ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЗАБАЙКАЛЬЯ

A. I. KIRITCHKOVA, V. A. SAMYLINA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CZEKANOWSKIA* FROM THE LOWER CRETACEOUS OF ZABAIKALYE

Описан новый вид *Czekanowskia vachrameevii*, характеризующийся своеобразным строением эпидермы. Типовой материал происходит из нижнемеловых (барремских) отложений Северо-Западного Забайкалья.

Род *Czekanowskia*, установленный еще в прошлом веке (Heer, 1876) на материале из юры Иркутского бассейна, оказался чрезвычайно широко распространенным на азиатском материке. Деревья рода *Czekanowskia* были одними из основных лесообразующих пород Сибирской палеофлористической области в юре и раннем мелу, а также в юре Средне-Азиатской провинции Индо-Европейской палеофлористической области.

Описываемый материал происходит из зазинской свиты, обнажающейся на левом берегу р. Витим, выше устья р. Байсы (Северо-Западное Забайкалье). Сборы ископаемых растений на р. Витим вели палеоэнтомологи В. В. Жерихин и А. П. Расницын и передали их В. А. Вахрамееву. Возраст зазинской свиты по заключенным в ней растительным остаткам Вахрамеев определяет как неокомский, скорее всего барремский, не исключая, впрочем, возможности и аптского возраста. Список ископаемых растений из зазинской свиты и описания некоторых из них опубликованы (Вахрамеев, Котова, 1977). Позже остатки *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer из этой коллекции Вахрамеев передал в наше распоряжение. В процессе исследования оказалось, что чекановскии сохранились в очень редком для листьев лигнитизированном состоянии и принадлежат новому виду, характеризующемуся своеобразным строением эпидермы. Ниже приводится его описание. При описании эпидермы использовали термины, разработанные специально для листьев чекановскиевых и гинкговых (Самылина, 1972; Самылина, Киричкова, 1973).

Пор. *Czekanowskiales*

Род *Czekanowskia* Heer, 1876

Czekanowskia vachrameevii Kiritch. et Samyl. sp. nov.

(рис. 1, *1—5*; 2, *1—3* — см. вклейки)

Голотип. ВНИГРИ, колл. 815, обр. 32. Северо-Западное Забайкалье, левый берег р. Витим, выше устья р. Байсы, нижний мел, зазинская свита.

Описание. Листья более 12 см в длину, рассечены на узкие редко дихотомирующие сегменты около 1 мм в ширину; сохранились или в виде неполных пучков, сидевших на брахибластах, или изолированно.

Листья амфистоматные. Топография устьиц на всех поверхностях листа одинакова: устьица расположены довольно четко выраженными рядами, нахо-

дящимися на более или менее одинаковом расстоянии друг от друга. На нижней эпидерме 6—8 рядов устьиц, на верхней — 5—7, на боковых — 1—2 ряда. В ряду устьица расположены на неравном расстоянии друг от друга, в целом довольно редко. Смежные устьица не встречены.

Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками; две из них обычно полярные. Все побочные клетки, или только боковые, или боковые и одна из полярных, отличаются от окружающих более сильной кутинизацией. Полярные побочные клетки — как короткие, в том числе почти изодиаметрические, так и удлиненные (широкие разновидности). Наружные стенки боковых побочных клеток обычно слегка выпуклые, а сами побочные клетки в пределах одного устьичного комплекса разные по длине. Общие очертания устьичных комплексов могут быть как овальными, так и удлиненно- или широкоовальными, а их внешний контур часто изломанный и неправильный. Побочные клетки обычно несут по небольшой папилле, сдвинутой в сторону устьичной ямки. Примерные размеры устьичных комплексов: 35—55×50—90 мкм.

Основные клетки эпидермы в устьичных рядах преимущественно короткие, в том числе более или менее изодиаметрические.

Безустьичные полосы, разделяющие устьичные ряды, состоят из удлиненных клеток, главным образом узких их разновидностей. На ширину полосы приходится 4—7 рядов клеток.

Боковые эпидермы довольно узкие, на их ширину приходится 10—14 клеток. Клетки боковых эпидерм несколько у́же таковых верхней и нижней эпидерм. На развернутой кутикулярной пленке граница между верхней и боковыми эпидермами выражена менее четко, чем между нижней и боковыми.

Стенки основных клеток эпидермы прямые или слабовыпуклые (слабо вогнутые), осложнены мелкой извилистостью. Углы между клеточными стенками обычно закругленные.

Многие основные клетки эпидермы, преимущественно в устьичных рядах, несут небольшую срединную бородавочку или 2—3 точечные бородавочки.

З а м е ч а н и я. Хотя описанные листья по строению эпидермы и имеют все признаки, характерные для рода *Czekanowskia*, внутри рода они занимают изолированное положение, прежде всего из-за сочетания таких эпидермальных признаков, как мелкоизвилистые стенки клеток и неравная кутинизация побочных клеток в пределах одного устьичного комплекса. Последний признак у других видов рода *Czekanowskia* пока не известен (но есть у некоторых видов рода *Phoenicopsis*). Мелкая извилистость стенок эпидермальных клеток среди известных нам чекановский наблюдается еще только у одного из самых древних представителей этого рода — позднетриасовой чекановскии из Восточного Урала. Она была описана В. П. Владимирович (1959) под названием *Czekanowskia rigida* Heer, но, на наш взгляд, должна быть выделена в новый вид.

Интересно отметить, что в отложениях, заключающих *C. vachrameevii*, встречено значительное количество ископаемых насекомых, среди которых много термофильных (Расницын, 1969).

ЛИТЕРАТУРА

Вахрамеев В. А., Котова И. З. (1977). Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья. — Палеонтол. журн., т. 4, с. 101—109. — *Владимирович В. П.* (1959). — К изучению позднетриасовой-раннеюрской флоры Восточного Урала. — Бот. журн., т. 44, № 4, с. 457—465. — *Расницын А. П.* (1969). Происхождение и эволюция перепончатокрылых. — В кн.: Тр. ПИН, т. 123. М.: Наука. 196 с. — *Самылина В. А.* (1972). Систематика рода *Phoenicopsis*. — В кн.: Мезозойские растения Восточной Сибири. Тр. ГИН, т. 230, с. 44—81. — *Самылина В. А., Киричкова А. И.* (1973). Строение эпидермы листьев чекановскиевых и гинкговых и вопросы терминологии. — Палеонтол. журн., т. 4, с. 95—101. — *Heer O.* (1876). Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. — Flora Foss. Arctica, vol. 4, № 2, S. 1—122.

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геолого-разведочный институт, Ленинград,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 V 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941/: 002.01 : 581.14(47)

А. А. Щербакова, Н. А. Базилевская, К. Ф. Калмыков. История ботаники в России (Дарвиновский период, 1861—1917 гг.) — Новосибирск: Наука, СО, 1983. 365 с., ил. Ц. 3 р. Т. 2 800. (Центр. Сибир. бот. сад СО АН СССР)

D. V. LEBEDEV. *A. A. SHCHERBAKOVA, N. A. BAZILEVSKAYA, K. F. KALMYKOV.* THE HISTORY OF BOTANY IN RUSSIA (THE DARWINIAN PERIOD 1861—1917). 1983

В издательской аннотации указано, что рецензируемая книга — это продолжение вышедшей в 1979 г. книги А. А. Щербаковой «История ботаники в России до 60-х гг. XIX в. (Додарвиновский период)». Аннотация обещает читателю «подробное описание развития ботанической науки в России» за указанный период «на широком фоне исторических и социальных условий» и, кроме того, «большой справочный материал».

Состоит книга из «Предисловия», «Введения» и 11 глав: 1. Предпосылки, условия и основные черты развития ботаники в России в 1861—1917 гг.; 2. Систематика растений; 3. Флористика и география растений; 4. Геоботаника (фитоценология); 5. Палеоботаника; 6. Морфология и эмбриология высших растений; 7. Анатомия высших растений; 8. Цитология растений; 9. Низшие растения (альгология, микология, лихенология); 10. Физиология и биохимия растений; 11. Микробиология. Затем идут 10 библиографических списков, 9 приложений и именной указатель.

«Предисловие» принадлежит всем трем соавторам, главы 2—5 — Н. А. Базилевской, глава 10 — К. Ф. Калмыкову, остальные — А. А. Щербаковой. Кем составлены библиографические материалы, первые 5 приложений и именной указатель, не оговорено.

Уже при первом знакомстве с книгой можно убедиться, что «подробное описание» истории обещано напрасно. Это обещание, может быть, в какой-то степени оправдывается только по отношению к морфологическим главам. Главы же, посвященные систематике, фитогеографии и геоботанике, явно скомканы. Разделы, написанные разными авторами, не однотипны и не сбиты в единое целое.

Особенно плохо обстоит дело с прикладной ботаникой. Специальный раздел не заменят пять страниц «Введения», посвященные И. В. Мичурину (он назван здесь «натуралистом-любителем», хотя был профессиональным селекционером) и Л. Бербанку, три страницы в первой главе об участии ботаников России в развитии сельского хозяйства (в основном это перечисление ботаников — членов Ученого комитета министерства или сельскохозяйственных обществ и участников экспедиций Переселенческого управления) и отдельные места в главе о физиологии растений. Не упомянут даже Р. Э. Регель — крупнейший деятель в этой области, много лет возглавлявший Бюро прикладной ботаники. В книге же 1979 г. Щербакова впала в другую крайность. Там глава «Прикладная ботаника» заняла почти четверть текста (60 страниц из 255), но была переполнена чисто агрономическими, технологическими и экономическими сведениями (о качестве русских вин, об экспорте продуктов сельского хозяйства и т. п.), которые вряд ли нужны в книге по истории ботаники.

С другой стороны, и в этой книге много материала, органически не связанного с основным текстом. Так, во «Введении» излагается борьба вокруг эволюционных проблем и характеризуются работы Мичурина. И то, и другое оторвано от последующего изложения. То же приходится сказать и о первой главе,

где идет речь об университетах, о высшем женском образовании и роли женщин в развитии ботанических исследований, о научных обществах.

Наличие подобного «необязательного» материала — не такой уж большой недостаток, но лишь при одном условии, если этот материал доброкачествен. К сожалению, дело обстоит иначе.

Историк науки, оценивая ту или иную концепцию или работу, должен рассматривать ее не только на современном ей фоне, но и в исторической перспективе — какое влияние оказала она на развитие науки, какое место занимает в ее сегодняшней концептуальной структуре. Забвение этого неизбежно приводит к искажению исторической картины. С таких искажений книга начинается.

Во «Введении» Щербакова пытается дать общую картину последарвиновского развития эволюционной теории вообще и в России в особенности. При этом на одном уровне рассматриваются оба противоборствующих направления: неоламаркизм и неодарвинизм. Но ведь в основе всех форм неоламаркизма лежит идеалистическое представление о прямом приспособлении и история биологии в XX в. показала его полную бесплодность. В то же время в основе неодарвинизма лежит материалистическое учение об естественном отборе, и поэтому именно неодарвинизм и только он оказал решающее влияние на прогрессивное развитие эволюционной теории, и ведущей фигурой раннего неодарвинизма был тот самый А. Вейсман, которого, ссылаясь на отзыв В. И. Талиева восьмидесятилетней давности, осуждает автор. Вейсман, ошибаясь в конкретных деталях, гениально предвосхитил в принципиальных чертах учение о материальных основах наследственности, об их дискретности, об их связи с хромосомами, их роли в онтогенезе и проложил путь к исследованию этих проблем. Неоценимы его заслуги в решении проблемы «наследования приобретенных признаков», впервые поставленной им на подлинно научную основу.

Искажено в книге и место менделизма в биологии, а заодно и отношение к нему К. А. Тимирязева. Сначала (с. 11) изложены без какой-нибудь связи с предшествующим и с последующим текстом законы Менделя. Только через несколько страниц (с. 14) автор возвращается к Менделю, цитируя то место из статьи Тимирязева, в котором он говорит, что менделизм, «поскольку он оправдывается», служит поддержкой дарвинизму, устраняя одно из важных возражений против него, и что он не может сменить учение Дарвина. Создается впечатление, во-первых, что Тимирязев совершенно правильно оценил менделизм, и, во-вторых, что менделизм иногда оправдывается, а иногда и нет. И то, и другое неверно. Давно уже совершенно ясно, что Тимирязев не понял значения менделизма, считая менделевское наследование одной из частных форм в своей схеме наследственности (сначала одной из 18, а под конец даже из 36!). Между тем менделизм — это не «гороховые законы», как иногда называли его, он оказался ключом ко всей проблеме наследственности. Все современные достижения генетики — от генетики вирусов до генетики человека — были получены на той основе, которая была заложена Менделем, и без нее были бы невозможны.

Отношение к менделизму Тимирязева, пользовавшегося огромным авторитетом борца за дарвинизм и прогрессивного общественного деятеля, к сожалению, отрицательно повлияло на развитие в нашей стране генетики и тем самым биологии в целом.

Ошибочно освещена и роль Бербанка и Мичурина в развитии биологии. В книге, в которой вопросы прикладной ботаники затрагиваются лишь вскользь, попутно, большое внимание уделено этим двум селекционерам. Кроме упомянутых страниц «Введения», в приложениях перепечатаны две статьи о Мичурине: П. Н. Штейнберга, опубликованная в 1906 г., и Н. И. Вавилова, напечатанная дважды в 1934 г. Перепечатку статьи «Праздник советского садоводства» Щербакова мотивирует тем, что она была забыта, «так как за 46 прошедших лет о ней не вспоминали» (с. 25), и тем, что она «с того времени (1934) нигде не публиковалась» (с. 6). И то и другое неверно! Она цитировалась в статье П. А. Баранова и Д. В. Лебедева «Забытые страницы из биографии И. В. Ми-

чурина. И. В. Мичурин и Н. И. Вавилов» еще в 1955 г., в книге Н. П. Дубинина «Теоретические основы и методы работ И. В. Мичурина» в 1966 г. и в ряде других публикаций. Больше того, она перепечатана в томе 5 «Избранных трудов» Вавилова, вышедшем в 1965 г. (с. 722—726).

Для того чтобы убедиться в этом, не надо листать «Избранные труды». Достаточно было обратиться к имеющимся биобиблиографическим указателям, посвященным Вавилову.

Подводя итоги своему изложению, Щербакова пишет: «Достижения в селекции растений великих творцов новых растительных форм Л. Бербанка и И. В. Мичурина до настоящего времени остаются никем не превзойденной вершиной» (с. 25).

Вряд ли стоит так пренебрежительно относиться к замечательным достижениям мировой селекции за последние 50 лет, в том числе к трудам выдающихся отечественных селекционеров. Результаты многолетних трудов упоминаемых Щербаковой П. П. Лукьяненко, В. С. Пустовойта и В. Н. Ремесло (добавим к ним М. И. Хаджинова) несомненно дали сельскому хозяйству СССР значительно больше, чем дал Мичурин, а теоретический уровень их исследований выше.

И еще одно замечание. Глава «Физиология и биохимия растений» кончается словами: «Исследования И. В. Мичурина составили новый этап на пути создания учения о развитии растений» (с. 214). Это утверждение повисает в воздухе; оно никак не аргументировано, так как на протяжении главы имя Мичурина ни разу не упоминалось.

Совершенно искаженно представлено развитие филогенетики высших растений. Упомянув о появлении в начале XX в. концепции Г. Галлира, Базилевская пишет: «В России теория Галлира подверглась резкой критике многих ботаников-систематиков, в том числе В. Л. Комарова, показавшего ее необоснованность» (с. 63). Несколькими строками ниже она указывает, что сторонником этой теории у нас был Б. М. Козо-Полянский, «но свою систему он опубликовал значительно позднее». Прежде всего неизвестно, где же именно Комаров показал необоснованность взглядов Галлира. Сообщить эту важную новость следовало бы. Но главное в другом. Писать так, как пишет Базилевская, нельзя было и 60 лет назад, не только сейчас.

Подавляющее большинство современных филогенетических систем во всем мире в той или иной форме основывается на идеях Галлира и выступившего одновременно, но самостоятельно американского ботаника Ч. Бесси и развивает их. В нашей стране еще в период, охватываемый «Историей», их поддержали профессор Новороссийского университета Ф. М. Каменский (1907), а затем профессор Петроградского университета Х. Я. Гоби (1916). Частично разделял их профессор Юрьевского университета Н. И. Кузнецов (1914). В советское время, отправляясь от представлений Галлира—Бесси, разрабатывали филогенетическую систему цветковых растений, кроме Козо-Полянского, М. И. Голенкин, П. М. Жуковский, А. А. Гроссгейм, И. С. Виноградов. Особенно должен быть отмечен А. Л. Тахтаджян, система которого, совершенствуясь в течение нескольких десятилетий, нашла широкое признание во всем мире.

О том, как была принята и развита у нас концепция Галлира—Бесси, убедительно рассказано в книге Б. А. Старостина «Филогенетика растений и ее развитие. Системы покрытосеменных растений в СССР» (1970). Книга эта несомненно известна авторам «Истории», хотя они в списке литературы (с. 255) исказили дважды ее заглавие: вместо «филогенетика» — «филогения» и вместо «системы» — «система». Есть и другой хороший источник — книга А. А. Гроссгейма и М. Ф. Сахокиа «Обзор новейших систем цветковых растений» (1966), к сожалению, авторами «Истории» она не упоминается.

Следует остановиться на филогенетической системе Гоби, опубликованной в 1916 г. и охватывающей все растительное царство.

В главе, посвященной систематике высших растений, эта система вообще не упоминается, хотя давно известно, как высоко оценили ее А. А. Гроссгейм и А. Л. Тахтаджян. Но в главе, посвященной низшим растениям, ей отведена целая страница, заканчивающаяся следующими словами: «В библиографических списках работы Гоби по низшим организмам и его система (1915, 1916)

не указываются, видимо, в связи с тем, что предложенные им новшества в переименовании простейших и в его системе растений не получили признания в ботанике» (с. 142). Автор не сообщает, о каких списках идет речь, но, например, в библиографическом указателе Н. М. Гайдукова по флоре водорослей России (1901) учтены 22 альгологические работы Гоби. 16 микологических публикаций его мы находим в одном из наиболее полных указателей отечественной литературы о грибах, который сопровождает главу «Русская микология» капитального труда крупнейшего нашего ботаника А. А. Ячевского «Основы микологии» (1933). Эта глава насчитывает 47 страниц, из которых 11 отведено Гоби — больше, чем какому-либо другому русскому автору. Ячевский пишет, что «заслуги Хр. Я. Гоби очень велики в области микологии» (с. 114), хотя он собственно не является микологом по специальности. Особенно тщательно изложена Ячевским система Гоби, характеризуемая так: «эта схема в главных своих чертах вполне приемлема, как основанная на признаке, имеющем, несомненно, очень важное филогенетическое значение» (с. 131).

Не мешало бы авторам обратиться и к обстоятельной биографии Гоби, написанной П. А. Генкелем и изданной в академической серии «Научно-биографическая литература» (1976).

Мы видим, что искаженное освещение некоторых принципиально важных моментов в истории отечественной ботаники в значительной степени связано с незнанием или игнорированием литературных источников, иначе говоря, со слабостью документальной основы исследования. Имеет поэтому смысл обратиться непосредственно к этой основе, тем более что авторы облегчили ее анализ, представив действительно «большой справочный материал», занимающий 92 страницы из 363 составляющих книгу. Он включает сведения об использованной литературе, информацию об учреждениях, занимавшихся ботаникой в России в 1861—1917 гг., и, наконец, об упоминаемых ботаниках.

Раздел «Литература» состоит из десяти самостоятельных списков: 1. Основная; 2. Справочники, библиографические и биобиблиографические источники; 3. Рукописи; 4. Труды по истории ботаники; 5. Отчеты (предварительные) о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане. . ., изданные Переселенческим управлением; 6. Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию Азиатской части России (следовало написать «Азиатской России»); 7. Другие ботанические издания Переселенческого управления; 8. Учебники и учебные пособия на русском языке по ботанике и естественной истории, изданные в России в 1860—1916 гг., 9. Журналы 1861—1916 гг. на русском языке, в которых имелись ботанические публикации; 10. Журналы на иностранных языках, издававшиеся в России, в которых публиковались ботанические статьи.

Эти материалы (свыше 1200 описаний) имели бы серьезную справочную ценность, если бы в них не было столько ошибок и пробелов, если бы не та неряшливость, с которой они составлены. В них ничему нельзя верить, все надо проверять по другим источникам или de visu. Покажем это на нескольких списках, опустив 1-й («Основной»). Его проверка отняла бы слишком много времени, а изложение ее — чересчур много места. Не будем также разбирать списки 5—7-й (издания Переселенческого управления), имеющие частное значение и случайные для данной книги, и миниатюрные списки 3-й и 10-й.

Начнем со 2-го списка, посвященного справочникам и библиографической литературе. В нем обнаруживаются очень серьезные пропуски. Нет библиографического указателя «Флора Западной Сибири» Н. Н. Аксеновой (1966), дополняющего «Библиографию Флоры Сибири» Д. И. Литвинова, нет указателя «Флора и растительность юго-востока Европейской части СССР» Е. Х. Бычковой (1950), указателя «Растительность и растительные ресурсы Западной Сибири. Библиография, 1909—1962 г.» Т. А. Воробьевой (1964), также привязанного к труду Литвинова исторического очерка и указателя литературы «Флора и растительность Московской области» И. А. Губанова, Б. А. Старостина и В. Н. Тихомирова (1972), «Библиографии к флоре и описанию растительности Дальнего Востока» В. Л. Комарова (1938), указателя «Флора и растительность Таджикистана» Д. Л. Марголиной (1941), двух указателей по флоре и растительности Украины М. Г. Михайловой (1938 и 1941), «Литературных источников по флоре и растительности Казахстана» Н. В. Павлова

(1940), «Указателя лесоводственной и ботанико-географической литературы Северной России и Финляндии» Р. Поле (1915), справочника «Ботанические сады СССР» Н. В. Цицина (1974), «Библиографии ботаники Литвы» С. Шапирайте и др. Эти пробелы выглядят особенно странно, если в список помещен девятистраничный «Обзор литературы по лишайникам Кавказа» Ш. О. Бархалова.

Не отмечено, что «Русская лесоводственная библиография XVIII и XIX столетий» П. Н. Верехи доведена впоследствии до 1916 г., не указаны два дополнения к «Систематическому каталогу библиотеки С.-Петербургского ботанического сада», содержащие сведения о поступлениях за 1886—1898 гг.

Приведено «Справочное пособие по библиографии для биологов» В. Л. Левина (1960), но нет «Путеводителя для биологов по библиографическим изданиям: Справочное пособие» В. Л. Левина, В. Г. Левиной и Д. В. Лебедева (1978) — расширенного и переработанного издания первой книги. Такая же участь постигла значительно дополненное и переработанное издание замечательного указателя «Русские биографические и биобиблиографические словари» И. М. Кауфмана (1955). Описано только первое издание (1950), потерявшее теперь значение. Достаточно сравнить их объемы: в первом издании 35 учетно-издательских листов, во втором — 73.5!

Нельзя объяснить и оправдать отсутствие такого важнейшего источника, как издаваемые с 1949 г. Институтом истории естествознания и техники АН СССР указатели «История естествознания: Литература, опубликованная в СССР» и ценнейшего указателя «Справочники по истории дореволюционной России» (изд. 2-е, 1978).

Серьезные пробелы обнаруживаются и в 4-м списке — историографическом. Пропущены многие важные источники, в том числе «Популяционные исследования в прикладной ботанике: Историко-критический очерк отечественных работ первой трети XX в.» Т. М. Аверьяновой (1975), «Классификация растительности: Обзор принципов классификационных систем в разных геоботанических школах» В. Д. Александровой (1969), «Очерки по истории лесных обществ дореволюционной России» И. Г. Бейлина (1962), «Выдающиеся отечественные ботаники» П. М. Берегового и М. А. Лагутиной (изд. 2-е, 1969), «История почвоведения в России» Д. Г. Виленского (1958), «Обзор новейших систем цветковых растений» А. А. Гроссгейма и М. Ф. Сахокиа (1966), «Вид и видообразование» К. М. Завадского (1968) и его же «Развитие эволюционной теории после Дарвина (1973), «Клеточная теория в ее историческом развитии» З. С. Кацнельсона (1963), «История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке» Г. В. Крылова и Н. Г. Салатовой (1969), «История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений» И. М. Культиасова и В. Н. Павлова (1972), «Очерк развития науки о лесе в России» И. С. Мелихова (1957), «История изучения дикорастущих сырьевых растений в СССР» В. Л. Некрасовой (1958), «Проблема симбиогенеза: Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников» Л. Н. Хахиной (1979) и ряд других.

Пробелы в этих двух списках особенно ощутимы, поскольку в книге отсутствует историографическое введение, обязательное в исторических исследованиях. Его не могут заменить несколько абзацев «Предисловия», посвященных Тимирязеву как историку ботаники.

Много вопросов возникает при рассмотрении 8-го списка (учебники и учебные пособия).

В ряде случаев одни и те же издания справедливо описываются и здесь и в основном списке, но иногда по необъяснимым причинам они, имеясь в основном списке, не попали в список учебников. Так случилось, например, с одним из самых важных изданий для истории отечественной ботаники, с «Учебником ботаники» А. Н. Бекетова (1880—1883)!

В других случаях имеются расхождения между описаниями в этих списках. В основном списке книга А. Н. Краснова «География растений» описана с подзаголовком «Законы распространения растений и описание растительности земного шара», а в списке учебников подзаголовок опущен. Зато в описании книги Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова «Флора Европейской России. Иллю-

стрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма» (1908—1910) в основном списке опущено заглавие, а оставлен только подзаголовок «Иллюстрированный определитель. . .».

Обнаруживается полный разнобой при описании книг, выходивших в нескольких изданиях. Иногда они описываются по первому изданию (К. А. Тимирязев «Жизнь растений»), иногда по какому-либо из последующих (П. Ф. Маевский «Ключ к определению древесных растений» — по второму, Е. В. Жадовский «Определитель растений» — по третьему, А. Г. Генкель «Краткий очерк морфологии растений» — по пятому и т. д.). Нет единообразия в перечислении изданий. Иногда указываются все (С. И. Ростовцев «Определитель растений»), иногда приводятся только дореволюционные издания (И. П. Бородин «Краткий учебник ботаники»), иногда даются и дореволюционные, и советские издания, но почему-то без самых последних (описание «Флоры Средней России» П. Ф. Маевского кончается седьмым изданием 1940 г., хотя были и восьмое 1954 г., и девятое 1964 г.). Бывает и так, что упоминается лишь какое-то одно издание. Очень не повезло В. И. Талиеву. Здесь указано только 2-е издание его известного «Определителя высших растений Европейской России», хотя в основном списке есть восемь изданий, но и там перечень неполный — нет девятого (1940) и нет двух переработок, осуществленных уже после войны С. С. Станковым. То же произошло с его учебником.

Имеются ошибочно включенные работы. Книга В. Я. Цингера «Сборник сведений о флоре Средней России» (1886) никак не может считаться учебником или учебным пособием, а «Курс географии растений» Н. И. Кузнецова (1920) выходит за хронологические рамки книги.

Пропущено много изданий, заслуживающих включения. Назовем некоторые: «Лекции о бактериях» А. Де Бари (1886), «Ойкологическая география растений» Е. Варминга (1901), «Ботаника. Лекции, читанные на первом курсе Горного института в 1879—1880» Х. Я. Гоби (1880), «Флора мхов Средней России. I. Общая часть» А. А. Еленкина (1909), «Жизнь растений», тт. 1 и 2 А. Кернера фон Марилауна (1899—1900), «Сезонные явления в природе» И. И. Полянского (1910), «Программы для ботанико-географических исследований», вып. 1 и 2 (1909—1910), «Руководство к сознательной гербаризации и ботаническим наблюдениям» В. И. Талиева (1900), «Пособие к изучению растительных сообществ Средней России» А. Ф. Флерова и Б. А. Федченко (1909), «Флора юго-западной России» И. Ф. Шмальгаузена (1886), «Мир растений» К. Шумана и Э. Гильга (1906) и др. Если включен «Краткий ключ к определению древесных растений по листве для Европейской России и Крыма» П. Ф. Маевского (1908), насчитывающий 148 с., то почему отсутствуют такие капитальные труды, как «Практическая дендрология» в трех выпусках под редакцией В. Я. Дроблянского (1891—1892), «Деревья и кустарники» в пяти частях В. М. Пеньковского (1901), «Определитель деревьев и кустарников Европейской России, Крыма и Кавказа по листьям и цветам» Э. Л. Вольфа и И. В. Палибина (1904), насчитывающий 732 с., и др.?

Четвертое издание московского перевода «Учебника ботаники» Э. Страсбургера с соавторами вышло не в 1916 г., а в 1921—1923 гг. в двух выпусках.

Удивительные вещи происходят и в 9-м списке, включающем названия журналов. «Журнал Русского ботанического общества» прекращается на т. 26, вышедшем в 1932 г. Между тем он благополучно выходит и сейчас, только изменил название (сейчас это «Ботанический журнал»). Элементарное библиографическое правило — если журнал, меняя название, сохраняет нумерацию томов, издание считается продолжающимся. Поэтому правильно поступили составители, считая, что «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» начали издаваться в 1908 г. Однако надо было указать то название, под которым они выходили до революции, — «Труды Бюро по прикладной ботанике». Современное название они получили лишь в 1927 г. Но эти «Труды» авторы почему-то «закрыли» на 1979 г., хотя они продолжают выходить. «Прикрыли» они и «Труды Ленинградского общества естествоиспытателей», на этот раз на 1973 г. Подобная судьба и у «Известий Академии наук СССР», «закрытых» на 1935 г., хотя издание их продолжается (они разбиты только на серии).

Анекдотично выглядит такая запись: «„Природа“. М., 1873—1880. (Изда-

ется с 1912 г. до настоящего времени)». Объединять современную «Природу» с журналом, выходившим в 70-е годы XIX в., бессмысленно. И, наконец, еще один библиографический «шедевр»: «Труды Ботанического музея Академии наук» описаны как «Труды Петербургского (Петроградского) музея».

Пропуская первые два приложения (1. Ботанические экспедиции Переселенческого управления; 2. Съезды русских естествоиспытателей и врачей), перейдем к приложению 3-му (Научные и научно-прикладные учреждения России, занимавшиеся в 1861—1917 гг. ботаническими исследованиями).

Оно начинается с сенсационного открытия, что наша Академия наук основана в 1721 г. Следующая страница начинается не менее сенсационно — оказывается, что Ботанический институт АН СССР организован в советское время на базе Батумского ботанического сада . . . Но. . . пойдем по порядку.

В списке университетских ботанических садов почему-то находится сад Черновицкого университета, хотя Черновцы вошли в состав нашей страны только в 1940 г. К дореволюционной истории отечественной ботаники этот сад отношения не имеет. Забыт замечательный Ботанический сад Лесотехнической академии в Ленинграде, основанный в 1838 г.

Указываемые даты основания садов часто не совпадают с приведенными в справочнике Н. В. Цицина «Ботанические сады СССР» (1974), составленном по официальным данным, представленным самими садами. Для сада Казанского университета «История» указывает 1806 г., а справочник — 1834 г., для Киевского соответственные цифры — 1835 и 1839, для Московского — 1804 и 1706 (дата основания Аптекарского огорода), для Одесского — 1865 и 1867, для Пермского — 1914 и 1922, для Томского — 1880 и 1885.

Больше всего места занимает список сельскохозяйственных опытных станций и опытных полей. Помещение его здесь совершенно не оправдано. Агрономия — не ботаника, так же как зоотехника — не зоология, хотя эти пары наук и тесно связаны. На вопрос, имело ли смысл помещать перечисленные станции и поля в число учреждений, занимавшихся ботаническими исследованиями, можно ответить только после конкретного изучения их деятельности.

В этом же списке большинство указанных учреждений не имеет отношения к ботанике, например Опытное поле Кологривского сельскохозяйственного училища, Сакарский питомник американских виноградных лоз, Опытное поле Сосново-Березовского сельскохозяйственного общества в Кунгурском уезде (отмечено, что оно получало дотацию от уездного земства). Но зато авторы забыли включить в свои списки Бюро по прикладной ботанике и Бюро по микологии и фитопатологии. . .

Не мешало бы найти место и для академического Кабинета по анатомии и физиологии растений, созданного А. С. Фаминцыным в 1890 г. (на его основе возник Институт физиологии растений АН СССР).

Раздел, посвященный «центральным естественно-научным музеям», включает почему-то краеведческий Кавказский музей в Тифлисе, а также эфемерный Естественно-исторический музей графини Е. П. Шереметевой (эта фамилия, известная в истории России, упоминается дважды и оба раза неправильно — Шереметьева) в с. Михайловском Московской губ. Ботанический музей Академии наук назван Петербургским ботаническим музеем . . .

Очень странно составлен список краеведческих музеев. В одних случаях в скобках указывается новое название: Екатеринбургский (Свердловский), Самарский (Куйбышевский), в других же приводится только старое название: Вятский, Нижегородский. Имеется и третий вариант, когда дано только новое название — Кингисеппский (в 1866 г., в период основания музея, город назывался Аренсбургом, потом он именовался Курессааре и только в 1952 г. получил современное название). Появились не существовавшие до 1917 г. области: Астраханская, Вятская, Московская, Черниговская.

Особенно интересна такая запись: «Калитинский Екатеринбург. губ. (Кировоград), 1883 г.» Во-первых, Калита — это не Кировоград, а Кировград. Во-вторых, Екатеринбургской губернии в 1883 г. не было. Она образована лишь в 1919 г., а через пять лет стала Свердловской. В список неправомерно включен Черновицкий музей. Чем объясняется такая симпатия к Черновцам, остается загадкой.

Не меньше неряшливостей и в списке вузов, в которых преподавались ботанические науки (4-е приложение). Среди университетов не указан Варшавский, в котором работали В. И. Беляев, Д. И. Ивановский, В. И. Палладин и др.

На с. 297 (строка 10 сверху) сообщается, что лесное отделение Петровской академии было закрыто в 1880 г., а через семь строк приводится другая дата — 1883 г.

В перечне высших женских учебных заведений пропущены Варшавские (основаны в 1909 г.) и Сибирские (в Томске, 1910) высшие женские курсы, нет Харьковского женского медицинского института (1910), естественно-научных курсов М. Л. Лохвицкой-Скалон (1910) и др.

Упомянуты две частные высшие школы, но Вольная высшая школа Лесгафта существовала не в 1910—1916, а в 1905—1907 гг., а Университет А. Л. Шанявского закрыт не в 1916, а в конце 1918 г. Пропущен Психоневрологический институт, основанный В. М. Бехтеревым в 1908 г. (ботанику в нем преподавал В. Л. Комаров).

В списке научных обществ (приложение 5-е) нет Общества естествоиспытателей при Варшавском университете, в «Трудах» которого опубликован ряд работ, цитируемых в книге.

Очень вольно авторы обращаются с сельскохозяйственным ведомством России. Оно несколько раз меняло название. В 1837 г. было создано Министерство государственных имуществ, в марте 1894 г. оно стало Министерством земледелия и государственных имуществ, в мае 1905 г. — Главным управлением землеустройства и земледелия, а в октябре 1915 г. — Министерством земледелия. Министерство сельского хозяйства появилось в нашей стране только после Великой Отечественной войны. Но в «Истории» фигурируют и Министерство сельского хозяйства (с. 51 и 353) и Министерство сельского хозяйства и государственных имуществ (с. 284 и 285), а однажды Главное управление землеустройства и земледелия попадает в подчинение Департаменту земледелия (с. 286), хотя на самом деле этот департамент входил в Главное управление.

Представляет историко-научный интерес приложение 6-е, в котором опубликовано студенческое исследование В. И. Беляева «История развития зародыша явнобрачных» (1877 г.). Оно считалось утерянным и только в 1957 г. обнаружено Щербаковой в архиве дочери ученого. Интересно также приложение 7-е, где опубликован отзыв А. Н. Бекетова и А. С. Фаминцына на сгоревшую студенческую работу К. А. Тимирязева «Развитие печеночных мхов» (1865). Но эти два исключения не могут изменить общей оценки приложений. О последних двух приложениях, содержащих статьи Штейнберга и Вавилова о Мичурине, уже говорилось — публикация их никак не оправдана.

Обратимся к именному указателю, включающему свыше 450 имен. Указатель этот не «глухой», а аннотированный. Он содержит следующие сведения о каждом ученом: фамилия, имя и отчество, годы рождения и смерти, специальность, место работы (для отечественных ботаников), страницы книги, где он упоминается. Такой указатель должен быть ценнейшей частью справочного аппарата. Но он составлен на таком же уровне, что и библиографические указатели, и пользоваться им практически невозможно. Претензии к нему двух родов. Прежде всего, это неверные и неполные сведения, а затем отсутствие единообразия в подаче информации. Приведем примеры.

О Н. М. Альбове сказано — «работал в Аргентине», но не отмечено, что до 1895 г. он работал в России и опубликовал ряд ценных трудов по Кавказу. Ю. Н. Воронов работал не в Тифлисском музее (такой не существовал), а в Кавказском. Г. Н. Высоцкий преподавал не в Крымском, а в Таврическом университете. В. П. Дробов преподавал не в Узбекском, а в Среднеазиатском университете. А. А. Заварзин не работал в Ленинградском университете, он с 1916 г. профессор Пермского университета, а в 1922—1936 гг. — Военно-Медицинской академии. Л. А. Иванов преподавал в Лесном институте (впоследствии Лесотехническая академия) только до 1939 г., а затем работал в академических институтах Москвы. Н. Н. Иванов не был сотрудником Петербургского ботанического сада, а вот в университете он преподавал с 1908 г. до своей смерти, о чем не сказано. Г. А. Левитский умер не в 1941, а в 1942 г. Он окончил Киевский университет, но преподавал не в нем, а в Политехническом институте

и в Институте народного хозяйства. Не отмечено же самое главное — он в 1925—1941 гг. работал во Всесоюзном институте растениеводства, возглавив лабораторию цитологии. В. В. Лепешкин не уехал в США в 1915 г. и не умер в 1941 г. Он уехал из Советской России в начале 20-х гг., работал в Праге и Вене, а в США перебрался в 1945 г. и там умер через 10 лет. И. К. Пачоский (не Пачосский!) работал не в Херсонесском (Херсонес разрушен в XV в.), а в Херсонском музее. В. И. Липский не работал в Академии наук СССР, хотя и был ее членом-корреспондентом. С 1919 г. он был членом Всеукраинской академии наук, а в 1922—1928 гг. ее президентом, а потом возглавлял Одесский ботанический сад. Иногда работа в Академии наук УССР отмечается (академики В. Н. Любименко, А. В. Фомин, Н. Г. Холодный), но когда речь идет об ее президентах (В. И. Вернадский, Д. К. Заболотный, В. И. Липский), об этом умалчивается.

Отсутствие логики, невероятный разнобой характеризует весь указатель.

Для лиц, одновременно служивших в одном и том же учреждении, название последнего приводится в разных вариантах. Так, В. Л. Комаров и С. П. Костычев, оказывается, преподавали в Петербургском университете, В. А. Догель — в Петроградском (Ленинградском), А. В. Немилов — в Петербургском—Петроградском (Ленинградском). Сотрудники Ботанического института АН СССР отнесены в своем большинстве просто к Академии наук без дальнейшего уточнения, но, например, для М. М. Ильина указан «Бот. ин-т АН СССР», для Б. К. Шишкина — «Ботанический институт в Ленинграде», для Д. Э. Янишевского — «Бот. ин-т АН», а для Н. В. Шипчинского (всю жизнь работал в нем) — не указаны ни институт, ни Академия наук. Кстати, Шипчинский, вопреки авторам, никогда в Томском университете не работал. Такая же неразбериха и при фамилиях сотрудников Ботанического музея АН СССР, причем ни разу не приводится правильное его название. Вообще этому музею не повезло, что мы видели при перечне и учреждений и их изданий.

Не лучше обстоит дело и со специальностями ученых. Ученые с широчайшей амплитудой интересов, подлинные энциклопедисты, характеризуются одним произвольно выбранным словом (Вавилов — ботаник, Вернадский — геохимик). Ученые гораздо более узкого профиля получают развернутую характеристику (Ю. Н. Воронов — систематик-флорист, ботанико-географ, миколог и бриолог, П. Ф. Маевский — анатом, морфолог, флорист-систематик). Крупнейший систематик второй половины XIX в. К. И. Максимович охарактеризован просто как флорист, а автор чисто флористических списков Н. М. Мартьянов, не описавший ни одного нового вида, как флорист и систематик. Выше приведены еще два варианта обозначения этой специальности: систематик-флорист и флорист-систематик. Произвол здесь полный. Есть и другие огрехи. А. Ф. Данилов обозначен только как лихенолог, а он не в меньшей степени был физиологом, особенно в более поздний период. Л. А. Иванов был долгое время альгологом, о чем не сказано, и за ним оставлена одна специальность — физиолог. Н. Н. Иванов был в равной степени и физиологом, и биохимиком. Поразительно, что Д. И. Ивановскому отказано быть микробиологом. Б. А. Келлера вряд ли можно считать физиологом и экологом, правильнее назвать его геоботаником и экологом. В. В. Половцев никогда не был фитоценологом, он физиолог и педагог-методист. А. А. Сапегин не только генетик и цитолог, он выдающийся селекционер. Почему И. А. Стебут — ученый агроном, а киевский профессор С. М. Богданов и академик В. Р. Вильямс — просто агрономы? В. И. Эдельштейн действительно начинал как физиолог, но почетным академиком ВАСХНИЛ был избран как крупнейший советский овощевод. В. С. Пустовойт (1886—1972) характеризуется как советский селекционер, а А. С. Яблоков (1897—1973) как просто селекционер. Почему?!

Нередко запись в указателе не соответствует сказанному в тексте. Иногда надо верить указателю, где записано «Лотси Ян Паулус (1867—1931), голландский ботаник», в то время как на с. 10 фигурирует «немецкий ботаник Д. П. Лотси». В других случаях надо верить тексту. На с. 52 А. С. Ермолов справедливо назван министром земледелия и государственных имуществ, а в указателе он занимает должность министра сельского хозяйства.

Поскольку после именного указателя нет ничего, кроме оглавления, к которому претензий не имеется, можно подвести итоги.

«История ботаники в России (Дарвиновский период, 1861—1917 гг.)» является для издательства «Наука» публикацией уникальной по своему низкому научному и издательскому уровню. Объяснение этому печальному факту только одно — видимо, лица, причастные к выпуску книги, отнеслись к своим обязанностям недобросовестно.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания и техники АН СССР.

Получено 12 IX 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (438) Бот. журн., т. 69, № 1

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski.— Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1981, 298 pp.

(В. Матушкевич. Руководство для определения растительных сообществ Польши. Варшава, 1981)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. *V. MATUSHKEVICH.*
A HANDBOOK FOR DEFINITION OF PLANT COMMUNITIES OF POLAND. 1981

Основной задачей своей книги В. Матушкевич считал создание доступного (не только для специалистов-фитоценологов, но и для студентов, а также ученых из смежных областей знания: географии, почвоведения, зоологии и т. д.) руководства для распознавания типов сообществ в природе. Эта задача безусловно решена, и книга дает достойный подражания пример сочетания научности, популярности, компактности и информативности изложения.

«Руководство. . .» состоит из трех не равных по объему частей. Первая часть, самая небольшая (всего 40 страниц), содержит изложение общих вопросов фитоценологии, которые в той или иной мере связаны с процессом дедуктивной идентификации конкретных сообществ уже готовым абстрактным диагнозам синтаксонов. Автор показывает индикаторность синтаксонов, выделенных на основе флористических критериев, и принципиальные возможности оценок на основе синтаксономических диагнозов условий местообитания. Далее следует обзор основных понятий фитоценологии: фитоценоз, фитоценон, ассоциация, характеристическая комбинация видов, постоянство и верность видов, виды характерные, дифференциальные и спутники, синтаксономическая иерархия, социологическая прогрессия.

В целом все эти понятия совпадают с традиционными для флористико-социологического направления, и потому мы оттеним лишь некоторые нюансы их понимания Матушкевичем.

Ассоциацию Матушкевич понимает очень широко, причем, несмотря на то что в недавно опубликованном «Кодексе фитоценологической номенклатуры» (Barkman e. a, 1976) требование обязательности характерных видов для ассоциаций упразднено, он считает обязательным критерием выделения ассоциации наличие хотя бы одного характерного вида. Наряду с региональными ассоциациями, объединяемыми в группы (налагающиеся на синтаксономическую иерархию факультативные единицы), предложено различать внутри ассоциации географические расы и локальные формы. В пределах ассоциации могут быть различаемы также динамические фазы: инициальные, оптимальные и терминальные, а также фации по составу доминантов.

Несмотря на то что в работе Матушкевича, как и в других работах сторонников Браун-Бланке, классу не дано определения, совершенно очевидны его эколого-физиономическая природа и вторичность характерных видов этой высшей единицы синтаксономической иерархии. В ключе, приводимом во второй части, все классы (а также многие порядки, союзы и даже некоторые ассо-

циации) различаются без привлечения флористических критериев — только на основании типа местообитания и физиономии сообществ.

Методологически Матушкевич стоит на близкой советскому читателю платформе, имеющей фундаментом представления о единстве непрерывности и дискретности в растительности, что наиболее четко было сформулировано В. Д. Александровой (1969). Отсюда его безапелляционный отрицательный ответ на вопрос: можно ли идентифицировать по «Руководству. . .» любое сообщество? Матушкевич подчеркивает, что его книга — это определитель лишь наиболее контрастных и типичных сочетаний видов, т. е. некоторых «ядер» растительности, поэтому многие переходные типы не укладываются в рамки диагнозов его схемы. Не скрывая этого, он пишет: «Можно с уверенностью утверждать, что если нельзя отнести каждое сообщество к определенному синтаксону, то каждый фитоценоз может быть синтаксономически интерпретирован» (с. 28). Под синтаксономической интерпретацией следует понимать рассмотрение степени сродства переходного сообщества к нескольким разным синтаксонам (т. е. его ординацию в пространстве синтаксонов).

Первая часть завершается приведением списка синтаксонов Польши, из которого мы узнаем, что Матушкевич различает для территории этой обширной страны всего 41 класс, 58 порядков, 121 союз и 366 ассоциаций. Заметим, что это показатель достаточно крупного понимания объема и ассоциации, и класса. В аналогичном списке синтаксонов ГДР, опубликованном в «Экскурсионной флоре» (Rothmaler, 1976), число классов — 53, порядков — 81, союзов — 164, ассоциаций — 498 (территории ГДР и Польши вполне сопоставимы по синтаксономическому разнообразию).

Автор применил очень оригинальную и удобную для читателя систему обозначения синтаксономического ранга. Кроме традиционных окончаний (-etea, -ion, -etalia, -etum), для указания синтаксономического ранга на полях перед названием порядка ставятся три черных кружка, перед названием союза — два и ассоциации — один. Это позволяет очень легко ориентироваться и в списке, и в приведенной далее характеристике синтаксонов.

Вторая, основная, часть книги включает свыше двухсот страниц и состоит из ключа для определения высших единиц, таблиц диагноза ассоциаций и кратких текстовых комментариев синтаксонов.

Ключ построен на 123 тезах и антитезах и, как указывалось, только на признаках местообитания и физиономии сообществ без обращения к диагностическим видам. Таким образом, пользоваться им можно человеку с весьма скромными познаниями в области ботаники. Так, все сообщества подразделены на водные и наземные, среди второй группы дихотомически различаются леса и травяные и кустарниковые сообщества. Среди травяных сообществ по характеру субстрата сразу отбиваются классы приморской растительности (Cakiletea maritimae, Ammophiletea). В группе сообществ «иных условий» также быстро определяются сообщества скал, осыпей и расщелин (Asplenietea rupestria, Thlaspietea rotundifolii, Violetea calaminariae). Далее оставшаяся группа делится на сообщества илистых и прибрежных местообитаний (Isoëto-Nanojuncetea, Bidentetea tripartiti) и прочие, среди которых различаются антропогенные (Secalietea, Chenopodietea, Plantaginetea majoris, Artemisietea) и более или менее естественные сообщества. В этой совокупности по эколого-физиономическим признакам последовательно выделяются Caricetea curvulae, Sedo-Scleranthetea, Festuco-Brometea, Asteretea tripolium, Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenatheretea и т. д. При этом на всех этапах определения класса читателю предлагаются альтернативные и четкие критерии, что делает процесс идентификации простым и надежным.

Далее на 62 таблицах приведены схемы идентификации единиц рангов порядка, союза и ассоциации уже с использованием флористических критериев — указаны характерные, дифференциальные и некоторые константные виды синтаксонов разного ранга. Общее число «задействованных» в этих таблицах распознаваемых таксонов составляет, как явствует из заключающего книгу указателя, 1807. Это позволяет сделать один формальный, но показательный расчет. Если учесть, что при распознавании ассоциации участвуют также и диагностические таксоны всех синтаксонов ранга выше ассоциации (т. е. класса,

порядка и союза), то в среднем на одну ассоциацию классификации Матушкевича приходится 4—5 таксонов, а за вычетом диагностических видов высших единиц — 2—3. Следует отметить, что очень часто в качестве диагностических таксонов выступают не виды, а подвиды и даже варианты. Так, например, *Agrostis canina* как вид не является диагностическим, но подвид *A. canina* ssp. *arida* — характерный вид союза Corynephorion canescentis, а *A. canina* var. *stolonifera* характерен для ассоциации Carici-Agrostietum caninae.

Дихотомический принцип присутствия—отсутствия видов в ряде случаев дополняется группами видов, которые диагностируют факультативные ступени иерархии — группы ассоциаций внутри союзов. Эта система особенно ясно проявляется в классе Phragmitetea, где собраны флористически бедные сообщества, и потому в этом случае диагностическими видами являются сами доминанты, на основании которых названы ассоциации. Так, в союзе Magnocaricion, где объединены сообщества, в большинстве своем рассматриваемые как болотистые луга в понимании А. П. Шенникова (1941), выделено 16 ассоциаций, каждая — на основе одного доминанта: 1 — Cladietum marisci, 2 — Thelypteridi-Phragmitetum, 3 — Cicuto-Caricetum pseudocyperi, 4 — Iridetum pseudacori, 5 — Caricetum ripariae, 6 — Caricetum acutiformis, 7 — Caricetum paniculatae, 8 — Caricetum rostratae, 9 — Caricetum elatae, 10 — Caricetum appropinquatae, 11 — Caricetum distichae, 12 — Caricetum gracilis, 13 — Caricetum vesicariae, 14 — Caricetum vulpinae, 15 — Phalaridetum arundinaceae, 16 — Caricetum buxbaumii.

Однако для прояснения экологической природы выделенных ассоциаций и их разделения на группы использовано еще 26 видов, объединенных в 8 групп. Так, группа видов *Dryopteris thelypteris*, *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Calla palustris* своим присутствием диагностирует ассоциации 1—10, группа *Galium palustre*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* — 1—13, группа *Eriophorum angustifolium*, *Calamagrostis neglecta* — 8—13, группа *Juncus articulatus*, *Ranunculus flammula*, *Carex fusca* — 8—14, группа *Myosotis palustris*, *Caltha palustris* — 3—16, группа *Cardamine pratensis*, *Equisetum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Drepanocladus aduncus* — 5—16, группа *Deschampsia caespitosa*, *Poa trivialis*, *Lysimachia nummularia*, *Poa pratensis*, *Rumex acetosa* — 10—15, группа *Rumex crispus*, *Alopecurus geniculatus* — 14—15. Таким образом, диагноз по доминанту дополняется учетом всего флористического состава и многие ассоциации имеют по 10—15 таких дополнительных диагностических видов, хотя разумеется эти виды могут встречаться в разных субассоциациях и вариантах. Заметим, что большинство этих видов являются характерными в смежных классах: Alnetea glutinosae, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenatheretea.

Аналогично сложно «развязана» синтаксономия внутри порядка Vaccinio-Piceetalia класса Vaccinio-Piceetea. В наиболее сложном по диагнозу союзе Dicrano-Pinion для различения 6 ассоциаций (последняя — Vaccinio uliginosi-Pinetum подразделена на два варианта) использованы 7 таких же дополнительных групп видов.

Все это показывает, что исходный дихотомический принцип классификации в системе Браун-Бланке с фетишем характерных видов в настоящее время усиленно видоизменяется, хотя на всех основных ступенях иерархии незыблемой остается основная теоретико-методологическая посылка подхода: диагноз ведется на основе учета флористического состава сообщества.

Вторая часть завершается обзором синтаксонов, где указаны географические закономерности каждой единицы и прокомментированы разделительные таблицы. Особое внимание при этом уделяется объяснению роли дифференциальных видов, которые, выступая в смежных классах как характерные, могут диагностировать в прочих классах синтаксоны на ранге от порядка до ассоциации.

Часть третья открывается списком работ, которые рекомендуются для углубления представлений в области фитоценологии вообще и познания растительности Польши в частности. Список состоит из пяти аннотированных разделов, в первом из которых показаны наиболее фундаментальные сводки по фитоценологии (Fukarek, 1967; Pawlowski, 1972; Scamoni, 1967; Braun-Blanquet, 1964;

Guinochet, 1973; Westhoff, Maarel, 1973).[1] Во втором разделе приведено более двадцати монографий и статей по синтаксономии сообществ, включенных в «Руководство. . .», в третьем, четвертом и пятом — соответственно работы по растительности Польши, флоре и физико-географической характеристике страны.

Далее следует краткий словарь, содержащий 66 терминов с пояснениями. Несмотря на столь умеренный список, все необходимые для пользования определителем термины разъяснены. Наконец, приводится уже упоминавшийся нами список из 1807 таксонов, которые в той или иной мере участвуют в распознавании синтаксонов растительности Польши.

Заканчивая рецензию на эту бесспорно интересную, ценную и даже уникальную книгу, остается сказать несколько слов о возможности идентификации сообществ СССР по ключам Матушкевича. В ряде случаев это вполне возможно, так как сообщества таких классов, как Phragmitetea или Potamogetonetea, космополитны и потому сфера действия использованных Матушкевичем порядков, союзов и даже многих ассоциаций будет простираться вплоть до побережья Тихого океана. В то же время в ряде случаев нужно быть чрезвычайно осторожным, дабы формально не включить сообщество в синтаксон. Списки диагностических видов синтаксонов Польши (как характерных, так и дифференциальных) в той или иной мере также несут оттенок региональности. Например, *Bolboschoenus maritimus* указан как характерный вид союза Phragmition и является доминантом и диагностическим видом одноименной ассоциации. В то же время в других районах и на других синтаксономических схемах на основании этого вида выделяются союз, порядок и даже класс, так как на более южных территориях разнообразие влажных солончаковатых сообществ, лишь появляющихся в Польше, несравненно выше. Можно привести десятки других примеров разного толкования диагностической роли одних и тех же видов даже в странах Центральной Европы. Не приходится говорить о том, какие пересмотры списков характерных видов и перестройки синтаксономии произойдут, когда появится больше синтаксономических разработок для континентальных районов территории СССР, где многие виды имеют совершенно иную ценологию (это кстати уже убедительно показали при описании опыта классификации лугов Нечерноземья сотрудники кафедры биогеографии МГУ — Вдовюк и др., 1980). В этой ситуации синтаксономические ревизии могут приобрести характер синтаксономической революции. Однако чтобы вносить какие-то коррективы в систему Браун-Бланке исходя из результатов ее использования в СССР, необходимо досконально изучить богатый опыт зарубежных коллег, и книга Матушкевича, безусловно, во многом поможет этому.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Обзор принципов и методов. Л.: Наука. — *Вдовюк Л. Н., Горяинова И. Н., Микляева И. М., Михайлова Г. А., Швергунова Л. В.* (1980). Использование методики Браун-Бланке для классификации луговых сообществ. — В кн.: Экология фитоценозов и их динамика. М.: Моск. фил. ВГО СССР. — *Шенников А. П.* (1941). Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ. — *Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S.* (1976). Code of phytocoenological nomenclature. — Vegetatio, vol. 32, № 3. — *Rothmaler W.* (1976). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band. Volk und Wissen Volkseigener Verlag Berlin.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова.

Институт биологии Башкирского филиала АН СССР,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 2 VII 1982.

---

[1] Цитируемые Матушкевичем работы в библиографию к рецензии не включены и расположены в последовательности, указанной автором.

ХРОНИКА

УДК 581.132 (063)

ВТОРОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ТЕМЕ «РОЛЬ ДЫХАНИЯ В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ РАСТЕНИЙ» (Москва, 22—24 III 1983)

O. A. SEMIKHATOVA. THE SECOND CONFERENCE ON «THE ROLE OF RESPIRATION IN THE PRODUCTION PROCESS OF PLANTS» (MOSCOW, 22—24 III 1983)

Совещание, созванное секцией физиологии Всесоюзного ботанического общества и кафедрой физиологии растений Тимирязевской сельскохозяйственной академии (ТСХА), проходило с 22 по 24 марта 1983 г. на территории ТСХА. В работе совещания принимали участие специалисты из Москвы, Ленинграда, Киева, Тарту, Сыктывкара, Саратова, Иркутска, Пущино и Душанбе; число участников — 35 чел.

После того как заведующий кафедрой физиологии ТСХА профессор Н. Н. Третьяков в своем вступительном слове рассказал о целях и задачах совещания и порядке его проведения, состоялись три обзорные доклада. В первом **О. А. Семихатова** (Ленинград) рассказала о той большой роли, которую сыграли русские ученые — С. П. Костычев, В. А. Чесноков, Л. А. Иванов, А. И. Толмачев и др. — в развитии идей о роли дыхания в продукционном процессе растений, и в каких направлениях эти идеи разрабатывались в период до первого совещания (1981 г.) на ту же тему. **Т. К. Головко** (Сыктывкар) осветила современное состояние проблемы, подробно разобрав наиболее интересные работы последних лет. Эти работы она разделила на связанные: 1) с развитием модели дыхания; 2) с выявлением регуляторной роли в дыхании целого растения количества ассимилятов и 3) с поиском такого показателя дыхания, который, коррелируя с биомассой, мог бы использоваться селекционерами. Третий обзорный доклад был прочитан **С. Н. Чмора** (Москва) и содержал интересное сопоставление свойств и связей с фотосинтезом светоактивируемых окислений и темнового дыхания. По мнению докладчика, эти окислительные процессы имеют ряд черт, сближающих их функциональное значение в зеленых клетках растений.

Затем были заслушаны доклады о конкретных экспериментальных работах. Рассматривались как результаты применения современных методов анализа данных о дыхании растения, так и новые разработки блока дыхания в модели продукционного процесса. Из результатов первой группы этих работ можно отметить следующее. Значительные усилия ряда исследователей были направлены в последние годы на изучение роли дыхания в продукционном процессе пшениц. Все авторы согласны с тем, что дыхательные затраты у пшениц составляют значительно большие доли от фотосинтеза, чем это считалось ранее, и достигают 40—50% (от гросс-фотосинтеза), а в условиях стресса (засухи) могут (по данным **А. С. Муравьевой** и **М. И. Газизова**, Казань) доходить и до 80%. Изучение дыхания озимых пшениц во время перезимовки (**В. С. Кравец**, Киев) выявило особенно высокие энергетические затраты на поддержание структурной организации клеток у узлов кущения в зимний период. Исследование дыхания зерновок в фазу налива показало длительное сохранение высокой эффективности их роста и отсутствие корреляции этого показателя с содержанием азота в зерне (**Б. В. Березин**, **Л. Е. Котляр**, Саратов). Интересные тезисы представили **В. А. Кумаков, Г. Д. Леина, О. С. Юдина** и **Б. В. Березин** (Саратов, Ленинград). Используя полученные ранее данные о дыхании пшениц для оценки реутилизации при наливе колоса временно депонированных в других органах продуктов фотосинтеза, они теперь подняли вопрос о ве-

личине истиной потенциальной продуктивности фотосинтеза и связи фотосинтеза и дыхания. Сопоставляя фактически полученную биологическую продуктивность и теоретическую ее величину, рассчитанную на основании максимальных значений КПД ФАР и дыхательных затрат, принимая их для зеленых частей растений за все сутки или только за темновой период, авторы делают вывод о том, что дыхание на свету имеет место, но его интенсивность подавлена.

На сложность связи между величинами гросс-фотосинтеза и дыхания у взрослых растений указали в своем докладе **Н. Т. Ниловская** и **Г. Ф. Коржева** (Москва). Выяснение характера этой связи важно для математического моделирования дыхания, поэтому как на прошлом совещании в 1981 г. (доклад **Т. И. Ивановой**, Ленинград), так и на данном этому вопросу было уделено внимание.

Современный анализ данных по дыханию с расчетом дыхательных затрат на рост и поддержание и оценкой эффективности роста был применен и к другим сельскохозяйственным культурам: картофелю (**Т. К. Головко**), сахарной свекле и кукурузе (**Б. И. Гуляев**, Киев), фасоли (**А. Х. Сыбер**, Тарту). Докладчики отмечали большие величины дыхательных затрат и характерное увеличение доли дыхания на поддержание в течение вегетации; у всех культур коэффициенты дыхания роста (КДР) в общем близки к теоретическим, а коэффициенты дыхания на поддержание (КДП) варьируют в довольно широких пределах. **Х. А. Молдау** (Тарту), вычисливший различия величин КДР у различных растений в зависимости от источника азота в минеральном питании растения, высказал мысль, что уменьшить дыхательные затраты и тем самым увеличить продуктивность можно, лишь «научив растения восстанавливать азот днем — за счет фотосинтеза».

Роли дыхания в продукционном процессе дикорастущих растений было также посвящено несколько докладов. **Т. И. Иванова** и **О. С. Юдина** (Ленинград) выявили увеличение значения КДП у растений высоких арктических широт (о. Врангеля) по сравнению с растениями Хибин, а также предельно высокие значения КДП у пустынных растений, выросших в особенно неблагоприятных условиях. **А. В. Наумов** (Новосибирск) детально изучил дыхание в связи с продуктивностью у степных растений Северного Казахстана, определяя особенности этого процесса не только у надземной массы, но и у корней. Он выявил высокую степень корреляции дыхательной способности с содержанием углеводов. Изучала дыхание у ряда пустынных растений **Л. Н. Алексеева** (Ташкент). Особенности этого процесса было бы интересно сопоставить у степных и пустынных растений, чтобы выявить влияние фактора влажности, но, к сожалению, докладчик из Института ботаники АН УзбССР не приехал (единственный случай среди приглашенных).

Один доклад (**Г. А. Забуга, В. Ф. Забуга**, Иркутск) был посвящен дыханию древесного ствола — объекту, еще более трудному, чем корни растения. Слушатели отметили, что само выявление дыхания в суммарном процессе углекислотного газообмена ствола до сих пор представляет самостоятельную научную задачу.

Можно выделить отдельно обсужденные на совещании вопросы влияния различных факторов на показатели дыхательного газообмена — дыхательные затраты, выраженные в абсолютных величинах и в долях от общего дыхания, и величины КДР и КДП. Было показано, (**А. Х. Сыбер**), что повышение концентрации углекислоты при выращивании растений приводит к медленному увеличению дыхания, что трактуется авторами как проявление связи между количеством свободных ассимилятов в растении и дыханием. Изменение величин КДР и КДП при изменениях концентрации углекислоты при выращивании растений пшеницы Н. Т. Ниловская и М. О. Смирнов не обнаружили. Экспериментально вызванный водный стресс существенно увеличивал КДП (**Х. А. Молдау**). Содокладчики **Н. Т. Ниловской** (**Г. Ф. Коржева, М. О. Смирнов**) продемонстрировали постоянство доли дыхательных затрат от гросс-фотосинтеза и КДП при изменении уровня освещения при выращивании пшеницы (100 и 300 Вт·м^2).

Вопрос о связи фотосинтеза и дыхания, затронутый многими докладчиками с разных сторон (выявление связи R и P, искусственное усиление фотосинтеза и определение дыхания после этого и др.), был интересно поставлен в докладе **А. С. Муравьевой** и **Н. И. Газизова** и коротком содокладе **В. И. Чикова** (Казань). Эти исследователи прослеживали изменения дыхания у растений пшеницы с искусственно удаленным колосом. Повышение дыхания и понижение фотосинтеза с одновременным возобновлением роста всех оставшихся органов растения авторы рассматривают как следствие нарушения нормальных донорно-акцепторных отношений у оперированного растения и усилением у него фотодыхания.

Вопросы развития моделирования дыхательного процесса рассматривали на совещании под углом зрения воздействия фондов ассимилятов на учитываемые в моделях величины,

Х. А. Молдау, А. Х. Сыбер, О. А. Семихатова, Т. К. Головко и другие подчеркивали, что в онтогенезе растения и под непосредственным влиянием внешних факторов происходят изменения размеров фондов. Эти изменения ограничивают возможность использования модели дыхания МакКри и экстраполяционного метода разложения дыхания на составляющие, на ней основанные. Поэтому дальнейшие пути развития моделирования дыхания должны быть связаны с введением в модель фонда неструктурных ассимилятов. Было показано, что именно этот путь, о котором говорил Молдау уже на прошлом совещании в 1981 г., избран и иностранными авторами (Торнли). Молдау, разработавший математический прием определения размеров фонда свободных ассимилятов, а также Сыбер предпринимают шаги для сопоставления таким путем вычисленного фонда с количеством неструктурных углеводов (включая и крахмал), определяемым химически. Эти сопоставления еще не доведены до конца, но их большое значение очевидно. Свой вариант модели участия дыхания в продукционном процессе предложил для степных растений **А. В. Наумов.** Этот вариант вызвал интерес и ряд критических замечаний; его оригинальность заключается в том, что автор исходил при ее составлении не из метаболических взаимосвязей дыхания с фотосинтезом и биомассой, а из морфолого-биологических закономерностей изменения растения в онтогенезе, положив в основу отдельных блоков модели процессы образования и отмирания различных частей растения.

Иначе подошел к определению коэффициентов дыхания на рост и на поддержание **Б.И. Гуляев.** Он рассматривал темновое дыхание растения как функцию относительной скорости роста сухой биомассы отдельных органов. Считая, что в период роста органа до начала его отмирания КДП остается постоянным, автор предлагает проводить разложение дыхания на составляющие путем определения КДП как относительной величины дыхания закончившего рост органа, а для расчета КДР измерять дыхание и относительную скорость роста данного органа. Б. И. Гуляев считает, что для приблизительных оценок можно обходиться и без измерения роста органа, допуская, что в оптимальных условиях для свеклы относительная скорость роста равна 0.3 г/г·сут.

Применить трехчленную модель Торнли попробовала Т. К. Головко для картофеля. Эта более сложная модель, несомненно, лучше описывает роль дыхания в продукционном процессе и более информативна, но коэффициенты, необходимые для ее использования, трудны для определения и сами являются лишь приближенными. Необходимы поиски путей их более точного определения. Предпринятая Головко в этом направлении инициатива должна быть поддержана и продолжена другими исследователями.

Живо обсуждалась на совещании показанная МакКри в одной из его последних работ связь величины КДП с интенсивностью роста. Попытка дать математическое выражение этой связи, предпринятая И. А. Куперманом, не была поддержана, так как по сути дела это математическое выражение сводилось к введению дополнительного члена в величину КДР. Не обнаружила связи величины КДП со скоростью роста в своих опытах **Т. И. Иванова.** Общее мнение выразил **Х. А. Молдау:** нужны дальнейшие экспериментальные работы.

Ряд докладов, заслушанных на совещании, имел непосредственную связь с практикой сельского хозяйства. Это цикл докладов сотрудников и аспирантов ТСХА, а также работы **И. А. Купермана, Е. В. Хитрово** (Новосибирск) и **А. А. Кособрюхова** (Пущино). Куперман показал, как всегда на большом фактическом материале, что при избыточном внесении азотных удобрений характеристики дыхания изменяются в небольших пределах, а вред растению наносят высокие концентрации небелковых форм азота, способные достигать токсического уровня. Хитрово показала, что при недостатке освещения увеличивается относительная потребность растения в калии, а при дефиците калия снижается фотосинтез и увеличивается интенсивность дыхания, что и ведет к уменьшению продуктивности в этих условиях. Кособрюхов продемонстрировал обильный фактический материал об изменениях фотосинтеза и дыхания растений огурца при вариациях в теплицах интенсивности света и температуры — в оптимальных для продуктивности условиях дыхание было ниже.

Представленные на первом совещании только методическим докладом **Е. И. Кошкина,** тимирязевцы выступили на втором совещании с подробными докладами о тех из проводимых ими работ, которые включали измерения газообмена. Подробно изложив конструкцию и особенности установки, позволяющей исследовать газообмен растений в полевых условиях, **Е. Ф. Бизяев** в совместном докладе с **Н. Н. Третьяковым, Е. И. Кошкиным** и **М. В. Моториной** показал, как складывается баланс CO_2 у различных сортов кукурузы и как изменяется коэффициент эффективности роста под влиянием низких положительных температур, воздействующих на разных фазах развития растений. Живое обсуждение вызвали результаты работы Кошкина и Моториной, которые исследовали изменения фотосинтеза и дыхания фасоли при изменении температуры (12, 22 и 32 °С) корней при сохранении постоянной темпера-

туры надземных органов. **В. С. Коршунова** в совместном докладе с **Н. Н. Третьяковым, Е. И. Кошкиным и М. В. Моториной** рассказала о водо- и газообмене кукурузы в условиях кратковременной засухи. **Н. Н. Третьяков** и **В. В. Гомер** исследовали изменения фотосинтетического и дыхательного газообмена у люцерны под воздействием температуры и ретардантов. При общем обсуждении докладов тимирязевцев было высказано одобрение разрабатываемых направлений исследований, подчеркивалось значение изучения газообмена как показателя состояния растений и их реакции на экспериментальное воздействие и влияние факторов внешней среды, отмечалась важность частной физиологии сельскохозяйственных культур, о чем говорил еще Н. И. Вавилов.

Итоги совещания были сформулированы в резолюции, выработанной на заключительном заседании. В ней отмечено, что совещание показало возросший интерес советских физиологов к исследованию дыхания; были продемонстрированы новые данные о величинах тех коэффициентов, которые описывают участие дыхания в продуктивности (КДР, КДП, эффективность роста, дыхательные затраты), и об изменениях этих коэффициентов при различных воздействиях; были обсуждены пути развития моделирования дыхания и отмечена необходимость более пристального внимания к роли фондов неструктурных ассимилятов и их прямого аналитического определения при разложении дыхания на составляющие; высказана желательность дальнейшего усовершенствования моделей дыхания. Была отмечена необходимость более тесно связывать работу по разложению дыхания на составляющие с целями предпринимаемого исследования и оценивать точность приводимых величин искомых коэффициентов; уделять внимание светозависимым окислительным процессам более, чем это делалось до сих пор, и интенсивным посевам сельскохозяйственных культур, а также дикой флоре, исследование физиологии которой особенно необходимо в связи с техногенными воздействиями на растения.

В целом признано, что советские физиологи разрабатывают как фундаментальные вопросы теории продукционного процесса, так и в полном соответствии с Продовольственной программой ведут работы прикладного характера, которые дают непосредственный вклад в растениеводство, селекцию и агрохимию.

Решено через два года созвать следующее — третье — совещание.

О. А. Семихатова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 16 V 1983

УДК 576.312.37 (063) Бот. журн., т. 69, № 1

ВТОРОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО КАРПОЛОГИИ
(Институт биологии внутренних вод АН СССР, пос. Борок Ярославской обл., 3—5 II 1982)

N. B. SERAFIMOVICH. THE SECOND WORKING CONFERENCE ON CARPOLOGY (THE INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES, 3—5 II 1982)

По постановлению Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» с 3 по 5 II 1982 в Институте биологии внутренних вод АН СССР (ИБВВ, пос. Борок Ярославской обл.) проходило Второе рабочее совещание по карпологии, организованное Ботаническим музеем Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (организатор — доктор биологических наук Э. С. Терехин) совместно с Лабораторией водных растений ИБВВ АН СССР (организатор — кандидат биологических наук В. А. Экзерцев). В совещании участвовали более 30 ведущих специалистов в области карпологии, прибывших из разных республик и городов: Москвы, Ленинграда, Ульяновска, Владивостока, Донецка, Ташкента, Самарканда и Вильнюса.

Работа совещания была посвящена обсуждению вопросов применения данных карпологии в систематике и филогении.

Р. Е. Левина (Ульяновск) в докладе «Значение карпологии для систематики и филогении» раскрыла содержание карпологии в широком понимании ее как раздела ботаники, а не

только морфологии растений. Выделено пять аспектов изучения плодов — морфологический, экологический, физиологический, репродуктивный и филоморфогенетический. Показаны большое значение морфологического (включая анатомию) изучения плодов для таксономии и его весьма ограниченная роль в решении вопросов филогении.

В докладе **З. Т. Артюшенко** (Ленинград) «К классификации плодов» обсуждалась карпологическая терминология, основные принципы и признаки, лежащие в основе предложенной автором классификации.

С докладом «О путях использования карпологических данных в систематике и филогении» выступил **Э. С. Терехин** (Ленинград). Показано, что применение данных карпологии к системе покрытосеменных растений, основанной главным образом на признаках флоральных структур, далеко не всегда приводит к выяснению спорных вопросов систематики и филогении. Докладчик считает более плодотворным создание вначале систем конкретных таксонов, основанных на карпологических признаках, а затем их сравнение с системами, основанными на флоральных признаках. Показана необходимость ускоренного развития карпоэмбриологии, что имеет большое значение как для прогресса исследований, связанных с происхождением цветка, так и для разработки проблем адаптациогенеза.

Вопросу «О закономерностях строения сухих односеменных невскрывающихся плодов» был посвящен доклад **А. П. Меликяна** (Москва). Автор показал, что сухие односеменные невскрывающиеся плоды возникают в различных линиях развития и эволюционной трансформации плодов. Они бывают мономерными у апокарпиев и псевдомономерными у ценокарпиев. Эти плоды обладают целым рядом преимуществ по сравнению с другими типами плодов, но главным для них является совершенствование «заботы о потомстве». Одним из важных признаков в структуре таких плодов является наличие в их покровах темноокрашенного гидрофильного содержимого (таннины, флавониды, дубильные вещества, антоцианы и т. д.). Как было установлено, гидрофильное содержимое выполняет важную регуляторную функцию в балансе воды в односеменных нераскрывающихся плодах. Это содержимое в состоянии усваивать и удерживать воду и способствовать ее передвижению в покровах плода. Показаны различные типы усвоения и передачи воды в покровах этих плодов.

«О комплексном таксономическом подходе в исследовании гетерокарпии» доложил **В. Ф. Войтенко** (Ульяновск). Автор поставил задачу комплексного изучения гетерокарпии в пределах таксонов разного ранга — вида, рода, семейства. Предложена программа изучения, включающая морфолого-анатомический, онтогенетический, биохимический и эколого-географический аспекты. Показаны возможные подходы к общим теоретическим вопросам проблемы — биологической роли гетерокарпии в жизни вида, путям филоморфогенеза плодов у гетерокарпных видов, эволюционной оценке гетерокарпии и распределению ее среди цветковых растений.

Целый ряд докладов был посвящен применению данных карпологии в решении вопросов систематики и филогении конкретных таксонов, в частности представителей таких важных в хозяйственном отношении семейств, как бобовые и маревые.

В докладе **Д. К. Саидова** и **А. А. Бутник** (Ташкент) «Карпологическая характеристика представителей семейства маревых» выявлены разнообразие морфологического и анатомического строения перикарпия в этом семействе, а также видоизменения стерильных частей цветка, участвующих в образовании плода, что не позволяет объединить плоды этих растений в единый тип. Сделано заключение о высоком эволюционном уровне организации плодов маревых и направлении их эволюции.

С. А. Смирнова (Москва) в докладе «О вероятных направлениях морфологической эволюции плодов маревых СССР» затронула вопрос о наименовании плодов этого семейства; автором предложен термин «лизикарпный мешочек». Приведена схема вероятных направлений морфологической эволюции плодов и отдельно семян внутри семейства маревых, в основу которых легли такие признаки, как число плодолистиков, степень срастания околоцветника с перикарпием, особенности вскрывания плодов, консистенция перикарпия, наличие покрывала, форма зародыша, наличие или отсутствие перисперма в семени.

Е. Н. Кондратюк и **С. А. Максимова** (Донецк) в докладе «Таксономическое значение структуры покровов семянок в трибе *Cynareae* (*Asteraceae*)» показали результаты изучения анатомического строения околоплодника и семенной кожуры у 95 видов, 16 родов, относящихся к трибе *Cynareae*. Установлено большое сходство в строении плодов, выявлены признаки, имеющие таксономическое значение. Анализ полученных авторами данных позволил им сделать вывод об эволюционной близости родов, объединяемых в эту трибу. На основании анатомо-карпологических исследований авторы не подтверждают принадлежности рода *Carlina* L. к трибе *Cynareae* Less.

Вопросу «Использование СЭМ для описания и сравнения плодов зонтичных» был посвящен доклад **М. Г. Пименова** (Москва). С помощью сканирующего электронного микроскопа автор изучал поверхность мерикарпиев у 64 видов 35 родов всех трех подсемейств семейства зонтичных. Особое внимание докладчик уделил разнообразию трихом и эмергенций, покрывающих поверхность плодов, а также складчатости кутикулы. Использование СЭМ позволяет учитывать новые признаки, ценные для систематики этого семейства. Отмечены сложность описания микроструктур, отсутствие адекватной терминологии.

Е. В. Клюйков (Москва) представил доклад «Значение карпологических признаков в систематике *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*) и близких таксонов». На основе изучения признаков плода с использованием данных, полученных при исследовании других органов, была критически пересмотрена таксономия рода *Elaeosticta* и близких родов зонтичных.

«Морфология семян дальневосточных видов рода *Allium L.* на сканирующем электронном микроскопе» — такова тема выступления **Т. Г. Буч** (Владивосток). Доложены результаты изучения семян 15 видов рода *Allium*, обитающих на Дальнем Востоке. У видов рода *Allium* были обнаружены и выделены 3 основных типа поверхностных структур семенной кожуры. Обсуждены некоторые филогенетические и таксономические аспекты полученных данных.

Вопросу «Строение плода лотоса в связи с положением группы нимфейных в системе покрытосеменных» посвятила свое выступление **Т. Б. Батыгина** (Ленинград). Проведено исследование семени и плода лотоса в динамике с учетом сопряженно развивающихся с ними структур (эндосперм, нуцеллус и др.). Такой подход к изучению плода позволил выявить ряд структурно-функциональных особенностей развития и строения околоплодника и семенной кожуры лотоса. Установлено, что в образовании семенной кожуры принимают участие только клетки наружного интегумента, тогда как внутренний интегумент дегенерирует на относительно ранних этапах развития семени. Семенная кожура выполняет в процессе развития трофическую функцию. Высказано предположение, что дыхальца в околоплоднике и семенной кожуре выполняют ряд функций, одной из которых является образование «воздушной пробки», препятствующей проникновению влаги в плодик. Автор предположил, что образование «пробки» является одной из возможных адаптаций, способствующих в водных условиях длительному сохранению жизнеспособности семян лотоса. Сделан вывод, что установленные особенности строения плода и семени лотоса подтверждают правильность выделения лотосовых в ранг особого порядка.

В сообщении **А. П. Белавской** и **И. Г. Зубковой** (Ленинград) «К морфологии и анатомии плодов ежеголовников» рассказано о значении признаков морфологии и анатомии плода ежеголовников для систематики этого рода. По внешним признакам плода и особенно эндокарпа, как это было ранее показано П. И. Дорофеевым, хорошо различаются два подрода и некоторые виды ежеголовников. По форме и строению плода прослеживается специализация плодов ежеголовников в направлении адаптации к гидрохории.

Доклад «Таксономическая ценность карпологических данных у травянистых родов семейства аралиевых» представили **Г. В. Шибакина** и **И. В. Грушвицкий** (Ленинград). Карпологическое исследование травянистых родов *Panax* L. и *Stilbocarpa* Decne. et Planch. показало, что по морфологическим признакам нижних синкарпных костянок виды обоих родов отчетливо различаются между собой. Пять изученных видов рода *Panax* можно разделить на 2—3 обособленные группы секционного или подродового уровня, что хорошо согласуется с морфологическими и анатомическими особенностями их вегетативных органов. Резкие отличия, обнаруженные в структуре плода у видов двух секций рода *Stilbocarpa*, позволяют присоединиться к мнению H. H. Allan (1961) о выделении секции *Kirkophytum* Harms в самостоятельный род *Kirkophytum* Allan.

В докладе **Э. С. Терехина** и **Т. И. Штрейс** (Ленинград) «Род *Phelipanche* (Pom.) Soják — карпологический и анатомический анализ» показаны результаты данных о строении гинецея, плода, чашечки, семенной кожуры и анатомии стебля у представителей секций *Trionychon* и *Osproleon* рода *Orobanche*. Подтверждено мнение ряда систематиков о необходимости выделения секции *Trionychon* в особый род *Phelipanche*.

Э. С. Терехин и **Н. Б. Серафимович** (Ленинград) в своем сообщении «Развитие и строение семени *Rhynchocorys orientalis* (L.) Benth.» привели оригинальные данные о развитии и строении семени хоботника восточного. Прослежены изменения в строении эндосперма в связи с формированием элайосомы. Отмечено, что только карпоэмбриологические данные способны дать достоверные сведения о филогенетических отношениях в подсем. *Rhynanthoideae* сем. *Scrophulariaceae*.

Л. И. Иванина (Ленинград) в докладе «Значение карпологического метода в систематике геснериевых и подсемействе астелиевых семейства драценовых» показала, что для целей си-

стематики изучение только семян этих растений оказывается недостаточным. Необходимо исследовать также строение плодов и завязи. В основу разработанной докладчиком системы положены особенности строения гинецея и поверхности семян.

С двумя докладами выступила **С. Ф. Пономарева** (Москва): «Значение признаков микроскопической структуры семян при установлении филогенетических связей внутри родовых групп в семействе бобовых» и «Перспективы использования признаков микроскопической структуры плодов в биосистематике».

Г. Ю. Загородняя сделала доклад на тему «О дизикарпии гвоздичных». В докладе «Сравнительное изучение поверхности зерновок злаков в сканирующем электронном микроскопе с целью получения данных для систематики сем. *Poaceae*» **Л. Р. Петровой, Т. С. Николаевской, Т. А. Федотовой** (Ленинград, Петрозаводск) приведены данные об исследовании структуры поверхности зерновок 45 видов злаков, относящихся к 14 трибам и 6 подсемействам сем *Poaceae*. Выявлены морфологические признаки зерновки, которые могут быть использованы в систематике при диагностике.

На совещании обсуждались вопросы составления руководств и определителей по плодам и семенам, вопросы классификации плодов применительно к преподаванию краткого курса ботаники в институтах.

С сообщением «Руководство по анатомии семян» выступили **М. Ф. Данилова** и **Е. Н. Немирович-Данченко** (Ленинград). Руководство по анатомии семян планируется как справочное многотомное издание. Первый том охватывает семейства однодольных. Будет дано общее представление о типе плода и семени, рассмотрены происхождение и строение семенной кожуры, степень развития зародыша, биология семян и способы их прорастания.

И. В. Грушвицкий и **Г. П. Яковлев** (Ленинград) рассказали о своем опыте преподавания краткого курса ботаники при крайне ограниченном числе учебных часов в Ленинградском химико-фармацевтическом институте.

В ходе разработки наиболее простой общей классификации плодов авторы на основе модифицированной схемы уровней эволюции в строении гинецея приняли деление плодов на 4 основные группы: апокарпии, монокарпии, ценокарпии и псевдомонокарпии. При этом по сравнению с общепринятой схемой эволюции гинецея учитывается дополнительно такой важный эволюционный модус, как олигомеризация. Выделение из типа апокарпный гинецей как особого типа гинецея монокарпного, свойственного большинству бобовых, подсемейству сливовых и другим таксонам, оправдано с морфологических, физиологических и биологических позиций. Синкарпный, пара- и лизикарпный типы гинецея даются только в целом как ценокарпный тип (учитываются трудности в их различении не только студентами, но даже и специалистами карпологами). Наконец, признается необходимым выделение из типа ценокарпного гинецея гинецея псевдомонокарпного и соответственно плодов псевдомонокарпиев, представленных, в частности, зерновками злаков и семянками сложноцветных.

Обзор исследований по карпологии и карпобиологии в Литовской ССР было темой выступления **А. Григаса** (Вильнюс). Дан краткий исторический обзор карпологических и карпобиологических исследований в республике. Подробно рассказано о работе в Литовском НИИ земледелия по созданию «Атласа-справочника плодов флоры Литовской ССР».

На заключительном заседании была принята резолюция, в которой участники второго рабочего совещания по карпологии, отмечая его большое координационное значение, признали работу совещания успешной и выразили благодарность Оргкомитету и руководству ИБВВ АН СССР за подготовку и проведение совещания. Признано также целесообразным систематическое проведение совещаний по карпологии. Очередное, третье, совещание предполагается провести в первой половине 1984 г. в г. Ульяновске по темам, включающим экологические аспекты карпологии.

Н. Б. Серафимович.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 X 1982.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208)

VII ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

V. I. VASILEVICH, N. S. GOLUBKOVA.
VII DELEGATE'S MEETING OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

11—14 мая 1983 г. в г. Донецке состоялся VII делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. В работе съезда приняли участие 505 человек, из них 346 делегатов и 159 гостей съезда, представляющих 61 отделение ВБО и его Центральную организацию. Наиболее представительными явились делегации Украинского ботанического общества (117 человек), Белорусского ботанического общества (33 человека), Центрального отделения ВБО (33 человека), Грузинского ботанического общества (26 человек).

Съезд открыл президент ВБО академик А. Л. Тахтаджян.

От имени Донецкого городского комитета партии и исполкома городского Совета народных депутатов участников съезда приветствовал председатель Донецкого городского исполкома народных депутатов, депутат Верховного Совета УССР В. К. Спицин. От имени Президиума АН УССР со словами приветствия выступил секретарь отдела общей биологии АН УССР академик АН УССР А. М. Гродзинский.

На пленарном заседании 11 мая были заслушаны доклады, посвященные актуальным вопросам ботаники, охране растительного мира и вкладу ботаников в решение Продовольственной программы и состоялись выборы руководящих органов съезда. На утреннем заседании 11 мая **А. Л. Тахтаджян** выступил с докладом «Макроэволюционные процессы в истории растительного мира». Был прочитан доклад **М. С. Боч, Р. В. Камелина, В. И. Парфенова, А. М. Семеновой-Тян-Шанской** и **В. Н. Тихомирова** «Охрана растительного покрова в государственных планах экономического и социального развития СССР». На вечернем заседании того же дня были заслушаны доклады **К. М. Сытника** «Вклад украинских ботаников в решение Продовольственной программы», **М. Ф. Даниловой** «Итоги и перспективы в изучении ультраструктуры растительных тканей» и **В. В. Мазинга** «Структурные уровни растительного покрова».

Во второй день работы съезда, 12 мая, прошли секционные заседания. Работали следующие секции и подсекции:

1. Высшие растения.
2. Низшие растения: бриология и лихенология, альгология и микология.
3. Геоботаника.
4. Растительные ресурсы.
5. Морфология: морфология и анатомия, эмбриология.
6. Охрана: охрана видов растений и растительных сообществ, охраняемые территории, антропогенное воздействие на флору и растительность. Рекультивация и оптимизация территорий.
7. Экологическая физиология: водный режим, структура и функции фотосинтетического аппарата.
8. Интродукция.

На секционных заседаниях было заслушано и обсуждено 158 докладов.

На заключительном пленарном заседании 13 мая заслушивались и обсуждались отчетный доклад ученого секретаря Общества **В. И. Василевича** о деятельности ВБО за период между VI и VII съездами (1978—1983 гг.) и отчетный доклад председателя Ревизионной комиссии ВБО **Н. Е. Булыгина.**

В прениях по отчетному докладу были затронуты следующие вопросы: **Б. Т. Матиенко** (Молдавское отделение) говорил о совершенствовании работы ВБО, в частности о тематической и программной направленности работы съездов ВБО и предложил для очередного съезда

девиз — «Ботаника и наращивание продовольственного потенциала». **И. А. Дудка** (УБО) подчеркнула необходимость научных и организационных контактов ботаников различных отделений ВБО, а также рассказала об издании «Красной книги» и о подготовке украинскими ботаниками коллективной монографии микофлоры заповедников СССР. **И. С. Сафаров** (АзБО) затронул вопросы организационной структуры охраны природы и поддержал предложение Б. Т. Матиенко о проведении очередного съезда ВБО под углом зрения выполнения Продовольственной программы. **А. П. Расиньш** (Латв. отд. БО) обратил внимание ботаников на необходимость уделять больше внимания изучению сорных растений.

Вице-президент Общества **В. А. Алексеев** выступил с сообщением «Об изменениях в Уставе ВБО». Съезд принял новый Устав ВБО.

На заключительном заседании с сообщениями об итогах работы секций и подсекций съезда выступили кураторы секций и подсекций: **Н. Н. Цвелев, О. Б. Блюм, М. А. Бондарцева, Н. Е. Булыгин, В. С. Ипатов, П. Д. Соколов, М. Ф. Данилова, М. С. Боч, О. А. Семихатова, А. М. Матвиенко.**

На съезде были избраны почетные члены Всесоюзного ботанического общества: **В. Н. Андреев, Э. А. Штина, М. Ф. Данилова, В. А. Поддубная-Арнольди, Н. И. Рубцов, А. А. Яценко-Хмелевский.**

На заключительном заседании участники съезда приняли резолюцию, в которой была одобрена деятельность Общества за отчетный период и определены основные направления дальнейших исследований в области ботаники в нашей стране.

После выдвижения кандидатов в члены Совета ВБО и Ревизионную комиссию были проведены выборы. В результате тайного голосования президентом ВБО избран А. Л. Тахтаджян. В состав Совета ВБО вошли 82 человека: И. И. Абрамов (Ленинград), В. Е. Аветисян (Ереван), В. А. Алексеев (Ленинград), Л. Н. Алексеенко (Ленинград), В. Н. Андреев (Якутск), Л. Н. Андреев (Москва), А. М. Барсегян (Ереван), Ш. О. Бархалов (Баку), М. А. Бондарцева (Ленинград), М. С. Боч (Ленинград), Н. Е. Булыгин (Ленинград), В. И. Василевич (Ленинград), И. Т. Васильченко (Ленинград), Р. И. Гагнидзе (Тбилиси), М. М. Голлербах (Ленинград), М. А. Голубец (Львов), Н.С. Голубкова (Ленинград), М. В. Горленко (Москва), П. Г. Горовой (Владивосток), П. Л. Горчаковский (Свердловск), Т. К. Горышина (Ленинград), А. М. Гродзинский (Киев), В. И. Грубов (Ленинград), М. Ф. Данилова (Ленинград), И. А. Дудка (Киев), К. З. Закиров (Ташкент), В. С. Ипатов (Ленинград), В. О. Казарян (Ереван), Р. В. Камелин (Ленинград), Н. И. Караева (Баку), Ш. И. Коган (Ашхабад), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Донецк), И. Ю. Коропачинский (Новосибирск), А. В. Куминова (Новосибирск), Л. Я. Курочкина (Алма-Ата), Е. М. Лавренко (Ленинград), П. И. Лапин (Москва), Р. Е. Левина (Ульяновск), А. А. Лякавичюс (Вильнюс), Л. М. Лукьянова (Кировск), Е. Л. Любарский (Казань), В. В. Мазинг (Тарту), И. В. Макарова (Ленинград), К. А. Малиновский (Львов), Л. И. Малышев (Новосибирск), Ю. Л. Мартин (Таллин), Б. Т. Матиенко (Кишинев), А. М. Мауринь (Рига), Н. Р. Мейер (Москва), Б. М. Миркин (Уфа), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), Л. И. Орел (Ленинград), Э. Х. Пармасто (Таллин), В. И. Парфенов (Минск), Ю. Е. Петров (Ленинград), А. В. Положий (Томск), Ю. Н. Прокудин (Харьков), М. Р. Расулова (Душанбе), Л. Е. Родин (Ленинград), Д. К. Саидов (Ташкент), О. А. Семихатова (Ленинград), В. В. Скрипчинский (Ставрополь), Н. С. Снигиревская (Ленинград), А. К. Скворцов (Москва), К. М. Сытник (Киев), Л. В. Табака (Рига), А. Л. Тахтаджян (Ленинград), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток), А. С. Цеканов (Фрунзе), М. Х. Чайлахян (Москва), А. А. Чеботарь (Кишинев), А. А. Чигуряева (Саратов), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Киев), Э. А. Штина (Киров), И. Д. Юркевич (Минск), М. С. Яковлев (Ленинград), К. К. Янкявичюс (Вильнюс), А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград).

В Ревизионную комиссию вошли А. Е. Васильев, С. А. Дыренков, З. В. Карамышева, Б. Н. Норин, П. Д. Соколов.

В дни работы съезда участники ознакомились с научными лабораториями и коллекциями Донецкого ботанического сада АН УССР. 14 мая делегаты и гости съезда приняли участие в ботанических экскурсиях, во время которых состоялось их знакомство с флорой и растительностью различных интересных природных районов УССР: заповедников «Хомутовская степь», «Каменные могилы», Велико-Анадольского леса, меловых обнажений «Горы Артема», г. Славяногорска, Белосарайской косы.

13 мая 1983 г. в Донецке под председательством президента ВБО А. Л. Тахтаджяна состоялось первое заседание нового Совета Общества. На заседании были избраны вице-президенты Общества, ученый секретарь и президиум ВБО.

Вице-президентами ВБО избраны: В. А. Алексеев, В. И. Василевич, А. К. Скворцов, К. М. Сытник, А. А. Яценко-Хмелевский.

Ученым секретарем ВБО избрана Н. С. Голубкова.

В состав Президиума Совета ВБО избраны 20 человек. Помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря в состав президиума вошли: И. Т. Васильченко, В. И. Грубов, В. С. Ипатов, Е. М. Лавренко, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, В. И. Парфенов, М. Р. Расулова, Л. Е. Родин, О. А. Семихатова, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, М. Х. Чайлахян.

РЕЗОЛЮЦИЯ VII ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

VII делегатский съезд с удовлетворением отмечает, что советские ботаники, руководствуясь решениями XXVI съезда КПСС, ноябрьского (1982 г.) Пленума ЦК КПСС и способствуя выполнению Продовольственной программы, добились значительных успехов в развитии всех разделов ботанической науки и во внедрении ее достижений в народное хозяйство. Ботанические научные учреждения страны выполнили большие работы во всех основных областях ботаники. Возросло участие ботаников в комплексных целевых программах, направленных на решение важнейших хозяйственных и природоохранных проблем.

Съезд отмечает, что за последние 5 лет в действительные члены Общества принято 2190 человек и ко времени проведения Съезда число членов Общества превысило 8 тыс. человек. Организовано 2 новых отделения ВБО, и к 1983 г. их число достигло 61.

Заслушав и обсудив отчет о деятельности ВБО за период с 1978 по 1983 г. и доклад Ревизионной комиссии, VII делегатский съезд ВБО постановляет.

Одобрить деятельность Общества и его руководящих органов за отчетный период. Утвердить отчетный доклад ученого секретаря ВБО о деятельности ВБО с сентября 1978 по май 1983 г.

Утвердить отчет Ревизионной комиссии за тот же срок.

VII делегатский съезд рекомендует принять за основу дальнейшей деятельности ВБО следующие положения.

1. Считать задачей первостепенной важности активное участие ботаников в решении задач, поставленных Продовольственной программой.
2. Считать необходимым широкое развертывание работ в области рационального использования и охраны растительного мира, в частности в разработке научных основ сохранения на охраняемых территориях длительнопроизводных и субклимаксовых сообществ.
3. Считать необходимым объединение усилий специалистов ботанических и прикладных учреждений в решении крупных народохозяйственных задач.
4. Всемерно содействовать расширению исследований во всех областях теоретической ботаники, являющейся фундаментом для всех прикладных исследований.
5. Усилить контроль за изданием научно-популярной литературы по ботанике, особенно по редким, исчезающим и лекарственным растениям с целью сохранения их от уничтожения.

Съезд выражает глубокую благодарность коллективу Донецкого ботанического сада АН УССР за большую работу по обеспечению успешной деятельности съезда.

Высшие растения

Секция высших растений, обсудив на своих заседаниях вопросы развития систематики сосудистых растений, ботанической географии и сравнительной флористики, считает необходимым:

1. В ближайшие годы усилить работу по составлению монографий отдельных родов и семейств сосудистых растений.
2. Считать важной задачей флористов СССР проведение детальных флористических исследований заповедных территорий и сравнительный анализ состава флор заповедников и ботанических заказников, а также продолжение работ по региональному учету редких и исчезающих растений.
3. Рекомендовать к скорейшему изданию подготовленные тома флористических сводок по крупным естественным регионам СССР, таким как «Флора Северного Кавказа», «Флора Сибири», «Флора советского Дальнего Востока», «Критический конспект флоры Прибалтики», а также по сопредельным территориям Центральной Азии — «Растения Центральной Азии».
4. Обратить особое внимание на срочную подготовку кадров систематиков сосудистых

растений. В период до 1990 г. разработать программу создания учебников и учебных пособий по систематике, палеоботанике, сравнительной флористике и ботанической географии, выделить авторские коллективы и коллективы рецензентов учебных пособий и приступить к написанию и изданию учебных пособий.

5. Считать кардинальным направлением работ палеоботаников СССР на ближайшие десятилетия систематику ископаемых растений.

Бриология и лихенология

Первоочередными задачами на ближайший период секция считает:

1. Завершение работы над «Определителем лишайников СССР» (тт. 6—8), «Определителем листостебельных мхов СССР (бокоплодные мхи)», «Флорой лишайников Украинской ССР» (т. II, ч. 2).

2. Продолжение подготовки региональных «Определителей» мхов и лишайников и «Флор», при этом особое внимание обратить на такие флористические регионы, как Кавказ, Средняя Азия и Дальний Восток.

3. Подготовку и опубликование критических списков и «Конспектов флор» мхов и лишайников по отдельным административным и естественным районам как необходимого фундамента для написания флористических сводок и развития ботанико-географических исследований.

4. Составление монографических обработок с применением всего арсенала современных методов.

5. Углубление экспериментальных исследований в области биохимии, физиологии и экологии лишайников и мхов, а также развитие прикладных работ по биомониторингу.

6. Организацию и проведение научно-методических школ для молодых специалистов по отдельным проблемам бриологии и лихенологии на базе сложившихся научных центров.

Альгология

Первостепенными задачами в области альгологии секция считает следующие:

1. Усилить работу по теоретическим вопросам таксономии и флористики водорослей.

2. Рекомендовать монографическую обработку наиболее трудных в систематическом отношении групп водорослей, имеющих важное значение в научном и практическом отношениях.

3. Продолжить составление региональных флористических списков и определителей по различным группам водорослей и приступить к подготовке написания региональных флор.

4. Считать целесообразным всемерное развитие работ по изучению водорослей как показателей антропогенного загрязнения среды — водоемов и наземных субстратов (промышленные отвалы, бытовые отбросы и т. д.).

5. Обратить внимание на необходимость разработки и усовершенствования новых методик при исследовании водорослей, особенно на более широкое внедрение в практику альгологических исследований электронных микроскопов.

6. Усилить работы по упорядочению терминологии, касающейся клетки водорослей.

7. Расширить в вузах курсы по различным вопросам альгологии и принять меры к активной подготовке высококвалифицированных специалистов, особенно по систематике, за счет аспирантуры.

8. Организовать всесоюзную школу по альгологии, посвященную одной из ведущих проблем альгологии.

Микология

Съезд наметил следующие первоочередные задачи в области микологии:

1. Считать целесообразной специализацию лабораторий микологического профиля и кафедр вузов по наиболее важным в теоретическом и практическом отношениях проблемам микологии, как это делается в отделе микологии и лихенологии БИН АН СССР, отделе микологии и бриологии Института ботаники АН УССР, на кафедре ботаники Ереванского государственного университета, на кафедре физиологии растений Донецкого государственного университета.

2. В связи с решением основной задачи микологов СССР на период до 2000 г. — подготовкой капитального многотомного издания «Определитель грибов СССР» — считать

необходимым усиление работ по систематике грибов, в особенности на уровне таксонов высокого ранга (семейств, порядков).

3. Для подготовки «Определителя грибов СССР» шире привлекать к изучению микофлоры слабоизученных районов страны ведущих специалистов из крупных научных центров.

4. Считать целесообразным восстановление и расширение микологических центров в развивающихся регионах, прежде всего в Сибири — Новосибирском ботаническом саду, Томском и Красноярском государственных университетах. Оказать содействие микологам Дальнего Востока в подготовке запланированного многотомного издания по микофлоре Дальнего Востока.

5. В связи с задачами правовой охраны штаммов макромицетов считать необходимым организацию официальных коллекций, депонирующих штаммы этих грибов для целей патентной процедуры при БИН АН СССР (коллекция макромицетов-продуцентов биологически активных веществ), Институте ботаники АН УССР (коллекция макромицетов-продуцентов биомассы пищевого мицелия и съедобных плодовых тел), Институте зоологии и ботаники АН ЭССР (коллекция макромицетов-ксилотрофов).

6. Одобрить работу кафедры физиологии растений Донецкого государственного университета, считать перспективными выполняемые на кафедре исследования по использованию выработок угольных шахт для выращивания ценных съедобных грибов.

Геоботаника

Съезд считает необходимым:

1. Расширить исследования по реконструкции и восстановлению растительного покрова.

2. Усилить исследовательские работы, связанные с сохранением пойменных ландшафтов, и практические меры по их сохранению.

3. Поддерживать создание сводки «Растительность СССР».

4. Считать целесообразным проведение совещаний: а) VII Всесоюзного совещания «Количественные методы изучения растительного покрова» (в январе 1987 г. в Казанском государственном университете); б) Всесоюзного совещания «Популяционная экология растений» (в январе 1985 г. также в Казанском государственном университете).

Растительные ресурсы

Развитие всех отраслей народного хозяйства и быстрый рост численности населения обусловливают увеличение потребности общества в использовании дикорастущих полезных растений.

Однако возрастающие потребности народного хозяйства в сырье, получаемом от растений природной флоры, полностью не удовлетворяются, так как до сих пор нет должной организации его заготовок, нет союзной организации, которая учитывала бы имеющиеся запасы и регламентировала бы объемы заготовок дикорастущих полезных растений.

Съезд постановляет:

1. Считать целесообразным сконцентрировать усилия ботаников при изучении полезных свойств растений природной флоры на следующих вопросах:

1) разработке теоретических основ ботанического ресурсоведения и методик исследования, призванных усовершенствовать поиск и изучение новых полезных растений;

2) определении и всестороннем изучении полезных свойств дикорастущих растений; при этом обратить особое внимание на изучение биологии и разработку режима рационального использования наиболее перспективных сырьевых растений с целью выявления новых: а) пищевых, в первую очередь плодово-ягодных, пряно-ароматических и красильных растений; б) кормовых, включая медоносных растений; в) эфиромасличных, дубильных и фитомелиоративных растений.

2. Просить Совет Министров СССР рассмотреть вопрос об организации при Госплане СССР комиссии (отдела, сектора) по природным растительным ресурсам, на которую возложить учет и планирование рационального использования дикорастущих полезных растений.

3. Просить Госплан СССР рассмотреть вопрос об улучшении существующей системы заготовок растительного сырья и объемы заготовок планировать по отдельным регионам в соответствии с имеющимися там запасами.

4. Рекомендовать проведение исследований по изучению дикорастущих полезных растений по целевым программам, в которых, исходя из задач исследования, оговорить методики исследования и разделы тем, выполняемые каждым участником программы,

5. Считать целесообразным периодически проводить обсуждение итогов и задач ресурсоведческих исследований на региональных совещаниях, в частности одобрить план проведения в 1986 г. в г. Баку совещания по изучению растительных ресурсов Кавказа.

Морфология

В ходе работы секции морфологии были выявлены основные направления исследовательских работ в области структурной ботаники, отвечающие современным требованиям науки и имеющие наибольшее теоретическое и практическое значение. Было признано, что работы в области сравнительной морфологии в целом и создание капитальных трудов по сравнительной анатомии семян и сравнительной эмбриологии отвечают общим задачам современной ботаники и являются одним из главных направлений развития морфологических дисциплин на ближайшие годы. Участники съезда одобрили действенную координацию работ в этой области и привлечение к созданию трудов по сравнительной эмбриологии и сравнительной анатомии семян широкого круга специалистов из разных ботанических учреждений СССР.

1. Учитывая большое теоретическое и практическое значение исследований в области экологической и экспериментальной морфологии, делегаты съезда считают необходимым уделить особое внимание техническому оснащению, а также комплексированию этих исследований; отмечая прогресс в изучении структуры растений, растущих в условиях космического полета, участники съезда отмечают целесообразность дальнейшего совершенствования методики проведения экспериментов с высшими растениями на борту космических летательных аппаратов; считать актуальным системный подход в изучении жизненных форм растений, что является основой для разработки рекомендаций по охране, рациональному использованию и интродукции отдельных видов и групп растений.

2. При решении прикладных задач в области экспериментального морфогенеза необходимо разработать комплексные программы с участием соответствующих министерств и ведомств в целях быстрейшего внедрения научных результатов в практику народного хозяйства.

3. Делегаты съезда отмечают необходимость усиления подготовки научных кадров через аспирантуру, а также внесение Министерством высшего и среднего специального образования и Министерством просвещения изменений в учебные программы или введения, где это возможно, дополнительных курсов по электронной микроскопии растительных тканей. Просить лабораторию анатомии и морфологии БИНа принять участие в разработке этих программ и составлении необходимых пособий.

Охрана растительного мира

Съезд отмечает значительные успехи, достигнутые за прошедшее пятилетие по трем генеральным направлениям охраны растительного мира: организации рационального использования ресурсов растительного мира, оптимизации среды в индустриальных и урбанизированных районах, охране редких и исчезающих видов растений и сообществ. Первоочередными задачами в этой области съезд считает следующие:

1. Изучение влияния на растительность промышленных и сельскохозяйственных загрязнений, а также других антропогенных воздействий.

2. Развитие фитоиндикационных исследований, позволяющих оценить это влияние на различных уровнях организации растительного мира.

3. Выявление и использование видов растений, устойчивых к загрязнениям и пригодных для озеленения промышленных городов и рекультивации промышленных отвалов и других бросовых земель.

4. Разработку теоретических и методических основ мониторинга состояния растительности и популяций полезных и редких видов, в том числе и путем составления серий прогнозных геоботанических карт, отражающих вероятный характер изменения растительности при разных уровнях антропогенных нагрузок.

5. Участие ботаников в создании комплексных региональных схем охраны природы на перспективу по примеру ботаников Москвы, Донецка и ряда других городов.

6. Дальнейшие исследования по обоснованию и созданию научно обоснованной системы охраняемых территорий как для отдельных регионов (областей, республик), так и для СССР в целом. Одобрить работы ботаников БССР, проведенные в этом направлении.

7. Продолжить работы в области инвентаризации флоры и растительности заповедных территорий, которые в этом плане продолжают оставаться недостаточно изученными.

8. При создании региональных «Красных книг» считать необходимым включать в их списки не только сосудистые растения, но и мохообразные, водоросли, лишайники, грибы.

9. Усилить внимание к изучению биологии популяций редких видов растений как в природе, так и в культуре с целью разработки рациональных способов их охраны. Разработать и обсудить программу этих работ.

10. Считать необходимым соблюдение ботаниками правил «Об изъятии из природы редких и исчезающих растений», утвержденных Советом ботанических садов.

11. Просить соответствующие министерства исключить из учебных программ по ботанике вузов гербаризацию как метод изучения систематики и флоры растений, запретить сбор гербария школьниками. В природоведческих музеях следует рекомендовать замену натурных экспонатов растений фотографиями, рисунками и т. п.

12. Считать целесообразным дальнейшую разработку принципов составления «Зеленой книги редких растительных сообществ СССР» и создание региональных «Зеленых книг» для районов с хорошо изученной растительностью. Одобрить проект «Зеленой книги УССР, БССР и Молдавской ССР».

13. Усилить пропаганду ботанических и природоохранных знаний, природоохранное просвещение для формирования правильного экологического сознания.

14. Предусмотреть совершенствование и улучшение организации и координации природоохранной тематики.

15. Учитывая важность и актуальность вопросов охраны растительного мира, считать необходимым организацию в ближайшие 3 года II Всесоюзного совещания по охране растительного мира.

16. Для придания «Красным книгам» большей действенности просить республиканские и областные органы утверждать их.

Экологическая физиология растений

Считать первоочередными задачами:

1. В исследованиях водного режима усилить теоретическую разработку и обобщение большого эколого-географического материала.

2. Рекомендовать экофизиологам изучать влияние на растения антропогенного стресса.

3. Усилить комплексность экофизиологических исследований: изучать структурные особенности растений в связи с их фитоценотическими характеристиками.

4. Обратить внимание на разработку, пропаганду и использование новейшей аппаратуры с целью улучшения приборного обеспечения экофизиологических работ. В связи с этим организовывать во время съездов выставку аппаратуры.

5. Усилить разработку методики планирования многофакторных экспериментов в естественных и контролируемых условиях с использованием современной математической техники.

Интродукция растений

1. Просить Президиум ВБО организовать при Центральной организации Общества секцию «Интродукция растений».

2. Просить Президиум ВБО и Совет ботанических садов СССР рассмотреть вопрос о подготовке к изданию в 1985—1990 гг. капитального монографического справочника «Древесные интродуценты СССР».

3. Рекомендовать Совету ботанических садов СССР, курирующему проблему интродукции растений в СССР:

а) уделять больше внимания координации работ в области теории и практики интродукции, проводимых различными научно-производственными организациями, вузовскими кафедрами и лабораториями;

б) шире практиковать разработку комплексных долговременных программ интродукционных испытаний растений и внедрение интродуцентов в лесное, сельское хозяйство, более интенсивное их использование в озеленении и вообще в народном хозяйстве СССР.

4. Организациям и лицам, ведущим интродукционную работу, обратить внимание на:

а) выявление связей уровней адаптированности интродуцентов и перспективности их для разведения с популяционной структурой и внутривидовой изменчивостью интродуцируемых видов;

б) разработку вопросов формирования интродукционных популяций;

в) оценку перспективности и результатов интродукции растений в связи с циклическими колебаниями климата;

г) широкое использование в исследованиях методов математического моделирования и прогнозирования.

В. И. Василевич, Н. С. Голубкова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 IX 1983.

УДК 002.704.31 : 006.3 (477) 58 (208) Бот. журн., т. 69, № 1

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, филиал ВБО) в 1982 г.

V. D. SAVITZKY. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (THE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY) IN 1982

Работа Украинского ботанического общества в 1982 г. проводилась под знаком подготовки и проведения VII делегатского съезда УБО (22—23 IV 1982, Ялта), в котором приняли активное участие все отделения и группы Общества.

Значительным событием в жизни украинских ботаников был VII съезд УБО. В работе съезда приняли участие 112 делегатов и многочисленные гости.

На съезде были обсуждены современное состояние и перспективы развития наиболее актуальных направлений ботанической науки на Украине; определены пути развития ведущих ботанических дисциплин в свете решений XXVI съезда КПСС; рассмотрены конкретные пути интенсификации ботанических исследований, укрепления связи с производством, улучшения организации и координации исследований.[1]

В Центральной (Киевской) организации (628 членов) работа проводилась в семи секциях.

Секция флоры и растительности. На 12 заседаниях заслушано и обсуждено 77 докладов и сообщений, посвященных исследованиям степной растительности Украины (Д. Я. Афанасьев, А. Т. Артюшенко, В. С. Ткаченко, В. В. Осычнюк, Я. И. Мовчан), сравнительной морфологии (С. Н. Зиман) и другим вопросам. Во многих докладах были представлены новые данные по экологии, систематике редких и исчезающих видов флоры Украины (Б. В. Заверуха, Т. Л. Андриенко, В. В. Протопопова, Д. В. Дубына), обсуждены методы дистанционного исследования растительности (Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. О. Каневский). Проведена также большая научно-популяризаторская работа. Вышла в свет научно-популярная книга «В царстве флоры» (Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова), опубликовано 47 статей, заметок в газетах и журналах. Проведено 25 выступлений по радио и телевидению, прочитано 96 лекций.

Секция микологии и фитопатологии. На 10 заседаниях обсуждено 40 докладов и сообщений. Большинство докладов было посвящено вопросам систематики, распространению и биологическим особенностям грибов (И. А. Дудка, С. П. Вассер, Т. Л. Горовая, М. Ф. Смицкая). Разработаны эффективные мероприятия химической борьбы с возбудителями болезней культурных растений (Т. М. Карапетян), ведется изучение различных патогенных грибов в условиях агрокультур (М. С. Корнейчук, В. П. Павленко). Следует также отметить исследования, проливающие свет на природу подобия таксономических признаков (Л. Ф. Горовой). Члены секции провели значительную научно-популяризаторскую работу, в частности организовали очередную ежегодную выставку грибов, которую посетили свыше 20 тыс. человек, прочитали 285 лекций, провели 134 экскурсии, осуществили 8 выступлений по радио и телевидению.

Секция экологии и охраны растительности. На 4 заседаниях заслушано и обсуждено 8 докладов. Разобраны вопросы экологии различных природных группировок (Л. В. Перегуда, Ф. В. Вольвач), экологических условий прорастания и методы оптимизации условий выращивания некоторых культивируемых растений (В. К. Коноваль-

---

[1] Подробная информация о работе VII съезда УБО опубликована в «Украинском ботаническом журнале» (№ 6, 1982) и в «Ботаническом журнале» (т. 67, № 3, 1983).

чук, В. И. Негода). Рассмотрены причины усыхания пристепных дубрав (Б. Ф. Танцюра), роль травостоя в оптимизации водоохранных зон водохранилищ степной зоны Украины (В. И. Иченский). Во время экспедиционных выездов члены секции читали лекции, проводили беседы и ботанические экскурсии.

Секция альгологии. На 10 заседаниях заслушано 13 докладов и 4 информационных сообщения. Освещены современные проблемы использования микроводорослей (Л. А. Сиренко), рассмотрены новые и интересные для флоры УССР виды водорослей (Н. А. Мошкова, Г. М. Мордвинцева, В. П. Юнгер), вопросы таксономии и классификации различных систематических групп водорослей (З. И. Царенко, О. В. Коваленко). Проведено 2 совместных заседания секции альгологии и Киевского отделения Всесоюзного гидробиологического общества, где были заслушаны информационные сообщения ряда альгологов, участвовавших в работе школы-семинара «Исследование пресноводного фитопланктона».

Секция физиологии растений. На 6 заседаниях заслушано 6 докладов, в которых освещены некоторые актуальные проблемы ассимиляции неорганических веществ (Л. А. Левченко), влияние водного режима (И. Г. Шматько, О. И. Жук, О. Е. Шведова). Члены секции уделяли большое внимание популяризации ботанических знаний: опубликованы 101 научно-популярная статья, брошюры и буклеты, прочитаны 331 лекция, даны 1454 консультации, осуществлено 17 выступлений по радио и телевидению.

Секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений. На 5 заседаниях заслушано 7 докладов, в том числе о XXIV рейсе НИС «Академик Вернадский» (В. П. Банникова). Обсуждались преимущественно эмбриологические проблемы: биология оплодотворения (О. А. Хведынич), антигенная структура пыльцы (С. П. Шпилевая), а также влияние пониженных температур на развитие растений (Е. К. Остапенко); рассмотрены перспективы факторного планирования в экспериментальной эмбриологии (М. К. Павлова).

Секция дендрологии и акклиматизации растений. На 7 заседаниях заслушано 11 докладов и сообщений об интродуцированных и культивируемых представителях дендрофлоры Украины (Н. А. Кохно, А. Г. Гревцова, В. Б. Логинов, Н. В. Каплуненко, П. Я. Чуприна, В. К. Горб, А. М. Курдюк), о принципах устройства живых коллекций в дендрологических центрах Карпат (А. Л. Лыпа, С. И. Кузнецов). Члены секции написали 12 статей, 8 заметок в газетах и журналах, издали 2 брошюры и 3 буклета, осуществили 7 выступлений по радио.

Всего на заседаниях секций Киевской организации УБО было обсуждено 116 научных докладов и сообщений.

Харьковское отделение. На 11 заседаниях заслушано 22 доклада и информационных сообщения. Тематика докладов разнообразна. Были представлены доклады по анатомии растений (Н. М. Ткаченко, Л. С. Кармазова, Л. М. Сегал), фитоценологии (В. П. Ткач), физиологии (В. С. Цибулько, Л. В. Винокуров, Т. И. Немилостивая), интродукции и охране растений (И. В. Друлева, Л. Н. Горелова, А. К. Романюк, С. Н. Прилуцкая). Члены отделения приняли участие во Всесоюзной конференции «Охрана редких растительных сообществ» (г. Москва) и многих конференциях, семинарах и симпозиумах. Заслуживает внимания работа по охране природы: организовано 10 выставок, проведен месячник охраны природы: конкурс плакатов, рейды по охране редких и лекарственных растений, лекции, беседы и экскурсии, опубликовано большое количество статей, заметок.

Донецкое отделение. На 13 заседаниях заслушано и обсуждено 25 докладов и сообщений с разнообразной тематикой. Обсуждались вопросы адаптации и охраны отдельных видов и ценозов в условиях индустриальных ландшафтов (Е. Н. Кондратюк, А. И. Хархота, Р. И. Бурда и др.), интродукции кормовых декоративных растений (А. З. Глухов, Д. Р. Костырко, Л. Р. Азарх). Члены отделения принимали участие в организации и проведении ряда конференций, совещаний и семинаров. Большинство их посвящено проблемам охраны природы, интродукции новых кормовых растений в Донбассе. Проведена большая научно-популяризаторская работа.

Львовское отделение. На 6 заседаниях заслушано 8 докладов. Обсуждались результаты исследований редких и интересных фитоценозов (Л. И. Милкина, В. Г. Колищук, П. Т. Ященко, А. С. Климишин), морфогенеза и спорогенеза (Я. Д. Харькивцив, Р. Т. Рипецкий). Члены отделения прочитали 315 лекций по охране растительного мира, опубликовали ряд статей и заметок, осуществили 11 выступлений по радио и телевидению.

Днепропетровское отделение. На 9 заседаниях заслушано 10 докладов преимущественно по проблемам степного лесоразведения (А. Л. Бельгард, А. П. Травлеев, О. С. Григоренко, А. А. Дубына). На заседаниях отделения обсужден вопрос об участии

днепропетровских ботаников в реализации Продовольственной программы. Уделено внимание редким и исчезающим растениям региона, обогащению природной флоры интересными интродуцентами (В. В. Тарасов, В. А. Евдущенко). Члены отделения опубликовали и прочитали 393 лекции, ежемесячно выступали по радио и телевидению.

Каменец-Подольское отделение. На 6 заседаниях заслушано 8 докладов и сообщений. Тематика докладов касалась изучения и охраны растительности Малого и Западного Полесья, Приднестровья (С. И. Ковальчук, О. М. Клец, Т. Т. Цалай), растительных ресурсов плодовоягодных и лекарственных растений региона (И. П. Зиль, В. П. Берёдюк). Члены секции опубликовали 33 статьи и заметки в районной и областной прессе, прочитали 145 лекций.

Одесское отделение. На 7 заседаниях заслушано 9 докладов и сообщений. Большинство докладов посвящено результатам альгологических исследований в бассейнах Черного моря и Одесских лиманов (И. И. Погребняк, С. Е. Дятлова, Д. А. Нестерова, В. Е. Рыжко). За отчетный период прочитано 69 лекций в школах, на заводах, работникам сельского хозяйства по вопросам охраны природы и окружающей среды. Члены отделения также выступали в местной печати и по телевидению. Подготовлен список редких и исчезающих видов дикой флоры Одесской обл., подлежащих охране для Красной книги Одесской обл. (С. Е. Дятлов).

Ивано-Франковское отделение. На 7 заседаниях заслушано 9 докладов и сообщений. Рассмотрены вопросы рационального использования и охраны лесных богатств Украинских Карпат (А. Н. Гаврусевич, В. И. Паркан), современные методы диагностики болезней некоторых древесных пород (Т. Г. Шпильчак), результаты работ, выполненных по селекции и семеноводству реликтовой сосны. Проведена большая научно-популяризаторская работа. Написаны 3 научно-популярные книги, 61 статья и заметка в газетах и журналах, осуществлено 12 выступлений по радио и телевидению.

Ялтинское отделение. На 5 заседаниях заслушаны доклады Ю. А. Акимова, В. Н. Голубева, Н. С. Машановой, Ю. С. Волокитина, В. Н. Кузнецова. Обсуждались актуальные проблемы экологических, популяционных исследований и охраны природы. Большую организационную работу выполнили члены отделения в подготовке и проведении VII съезда УБО, проходившего на базе Никитского ботанического сада.

Лубенское отделение. Проводилась работа по пропаганде ботанических знаний и охране природы. Члены отделения выступали на съездах и конференциях с докладами, в том числе на конференции, посвященной охране природы Среднего Приднепровья (г. Канев, июнь 1982 г.), прочитан ряд лекций. Проведена работа по изучению состояния памятников природы Лубенщины (Полтавская обл.).

Полтавское отделение. На 6 заседаниях заслушано 12 докладов и сообщений. Тематика их разнообразна, но в основном они касались вопросов микологии, эмбриологии, кариологии, геоботаники, физиологии растений. Члены общества выступили инициаторами и организаторами Всесоюзной конференции по проблеме «Формирование личности учителя биологии». Члены отделения провели традиционную для Полтавы выставку «Человек и природа-82». С целью популяризации ботаники среди населения, а также ведения природоохранной работы проводились выступления по радио, опубликовано 24 статьи в газетах, прочитано 96 лекций.

Ужгородское отделение. На 6 заседаниях заслушано 10 докладов и сообщений. Освещались вопросы влияния различных факторов на продуктивность и физиологические процессы винограда, обсуждались пути интенсификации виноградарства в Закарпатье (И. И. Бубряк, Н. Д. Тверкина, П. И. Голинка, О. М. Лакиза). Также обсуждены результаты исследования флоры Закарпатской обл. (С. С. Фодор), нектаропродуктивности природных угодий (О. С. Сидор) и др. Большинство членов отделения ведут активную научно-популяризаторскую работу: прочитано 138 лекций, стал популярным телеклуб «Шовкова косиця», возглавляемый профессором В. И. Комендаром. Ведется активная пропаганда ботанических знаний, идей охраны природы на страницах областной и республиканской прессы, по радио.

Херсонское отделение. На 6 заседаниях заслушано 16 докладов и сообщений. Рассматривались вопросы физиологии (С. С. Венгер, Л. Я. Ярных), агротехники культурных и кормовых растений (Р. И. Труфевич, Е. И. Гуляев), бриологии (М. Ф. Бойко) и др. К работе отделения широко привлекались студенты естественного факультета Херсонского государственного педагогического института. Члены отделения часто выступали с лекциями, принимали участие в конференциях, связанных с природоохранными мероприятиями.

Волынское отделение. Образовано 29 III 1982. Проведено 2 заседания, заслушано 6 докладов. Заседания посвящены преимущественно организационным вопросам.

Организовано 15 районных групп отделения и составлены планы их работ. Завершена инвентаризация ценных ботанических объектов на территории области, обследовано 4 парка — памятника садово-паркового искусства. Члены отделения прочитали 35 лекций на природоохранные и ботанические темы, опубликовали 11 заметок в областной и районной прессе, передали школам области 52 гербария с образцами растений Волыни.

Ворошиловградское отделение. Проведено 8 заседаний, заслушано 15 докладов и сообщений. Обсуждались результаты исследований флоры и растительности области, задачи их охраны (О. С. Николаева, Р. Я. Исаева, В. Р. Маслова), вопросы биологии древесных пород и влияния промышленного загрязнения атмосферы на растительность (А. П. Швечикова, А. М. Серебрякова). Проводилась природоохранная работа: лекции, беседы, выступления по радио и в печати, конференции в школах, ПТУ и техникумах.

Севастопольская группа. На двух заседаниях группы заслушаны 3 доклада и сообщения. Прочитано 78 лекций, главным образом по природоохранной тематике. Члены группы выступали в местной печати, по радио и телевидению.

Асканийская группа. На 3 заседаниях заслушано 3 доклада и сообщения. Члены Асканийской группы УБО участвовали в работе VIII дендрологического конгресса социалистических стран в г. Тбилиси, совещания по рациональному использованию природных ресурсов Херсонской обл.

Запорожская группа. На 6 заседаниях обсуждались доклады по эмбриологии, фитохимии лекарственных растений (Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса), альгологии (М. В. Стеблюк). Запорожские ботаники проводили научно-организационную работу в виде лекций, консультаций, экскурсий, выступлений в прессе и по телевидению.

Тернопольская группа. На 6 заседаниях обсуждено 11 докладов и сообщений. Рассмотрены результаты исследования лекарственных растений области (П. С. Кушнирык, Я. Г. Грицюк, Б. В. Воляник, В. О. Шиманская), эмбриологии растений (М. М. Барна), флористики (С. В. Зелинка, Т. К. Зеленчук), а также некоторые частные вопросы физиологии растений (К. Н. Векирчик, И. Н. Бутницкий). Члены группы принимают участие в работе совещаний учителей, оказывают преподавателям средних школ методическую помощь, проводят экскурсии, выступают с лекциями.

Уманская группа. На 6 заседаниях заслушано 14 докладов, посвященных вопросам охраны природы (С. М. Гедзь, Н. Б. Шептий, Н. Г. Гордеева), применению в сельском хозяйстве новых регуляторов роста (С. М. Гедзь, М. М. Будзанивский) и другим вопросам. Члены группы прочитали ряд лекций по природоохранной тематике.

Сумская группа. На 5 заседаниях заслушано 5 докладов и сообщений по результатам фитоценотических исследований (Ю. А. Злобин, В. М. Кохановский). Проводились ботанические экскурсии, прочитано 143 лекции, опубликовано 15 статей и заметок в периодической печати.

Раховская группа. На двух заседаниях заслушано 4 доклада, посвященных флористическим исследованиям, охране редких и исчезающих растений, развитию заповедного дела в регионе (В. А. Вайнагий, Д. С. Саик, Д. Д. Сухарюк). Прочитано 24 лекции, опубликовано 11 статей на природоохранную тему. Постоянно ведется разъяснительная работа по сохранению редких и исчезающих растений в Карпатах.

Белоцерковская группа. На 4 заседаниях заслушано 5 докладов. Обсуждены современные достижения в филогении покрытосеменных растений (О. И. Коваленок), некоторые вопросы агрохимии (А. Д. Гудыма), рассказано о флористическом богатстве дендропарка «Александрия» (Г. В. Кляшторна, В. М. Гайдамак). Члены группы проводили экскурсии, читали лекции для учителей-биологов и школьников.

Нежинская группа. На 5 заседаниях заслушано 7 докладов и сообщений. Рассмотрены вопросы охраны природы, флористики (И. И. Гордиенко, В. В. Курсон, В. С. Белокопытова, К. А. Семенихина), микологии (И. М. Солдатова), селекции растений (Д. Л. Ващишина). Прочитаны лекции и проведены экскурсии.

Мелитопольская группа. На 10 заседаниях заслушано 11 докладов, тематика которых касалась вопросов физиологии (П. А. Комарницкий, С. С. Сизов, Е. А. Козаков), биохимии (О. К. Диаковская, О. И. Саука), анатомии растений (О. И. Коробко, Г. И. Черевко, С. М. Козакова), флористики и морфологии (Е. С. Овсяникова, О. В. Яценко). Члены группы прочитали 87 лекций.

Криворожская группа. На 7 заседаниях группы заслушано и обсуждено 9 докладов и сообщений. Рассмотрены вопросы экологии, биогеоценологии и охраны природы в условиях промышленного загрязнения среды (И. А. Добровольский, Н. В. Гаевая, И. А. Сидоренко). Члены группы выступали с лекциями на природоохранные темы.

Хомутовская группа. На 4 заседаниях заслушано 7 докладов, посвященных преимущественно охране и изучению редких и исчезающих видов растений (А. П. Генов, Г. Г. Шеремет, А. А. Тишков), рассмотрены также результаты охраны естественных степных экосистем в Украинском государственном степном заповеднике. На эти же темы состоялись выступления в прессе и по радио.

Черкасская группа. Проведено 8 заседаний, заслушано 7 докладов и сообщений. Темы докладов касались вопросов радиобиологии, фитоценологии, геоботаники, физиологии, альгологии, анатомии и охраны редких и исчезающих растений.

Винницкая и Нижневоротская группы не представили отчетов о своей работе.

Основные направления в работе УБО: активное участие в развитии всех разделов ботанической науки; содействие охране и обогащению растительных богатств Украины, распространению ботанических знаний среди широких масс населения республики. В связи с этим члены общества провели большую работу: заслушано и обсуждено более 300 научных докладов, тематика которых охватывает широкий диапазон ботанических дисциплин и актуальных проблем.

На конец 1982 г. общество насчитывало 2091 человек, значительная часть которых входит в состав Киевского отделения. В отчетном году принято 193 члена, выбыло по разным причинам 85 человек. Таким образом, численный состав УБО по сравнению с 1981 г. возрос на 108 человек. Руководство УБО проводило работу по привлечению новых членов-коллективов, в частности приняты в 1982 г. в члены-коллективы Институт садоводства (г. Киев), Сумской филиал Харьковского сельскохозяйственного института.

Повседневной работой общества руководил Президиум Совета УБО, который на протяжении года провел 3 заседания; на них обсуждались различные организационные вопросы по подготовке и проведению VII съезда УБО, рассматривались и утверждались планы, отчеты и т. д. Заседание Совета УБО состоялось 16 II 1982 в г. Киеве. На нем утверждены отчеты о научно-организационной работе и Ревизионной комиссии УБО, а также принята резолюция, в которой намечена конкретная программа деятельности на ближайшее время.

В 1982 г. редколлегия УБО (ответственный редактор К. М. Сытник, ответственный секретарь С. Н. Зиман) издала к VII съезду УБО сборник тезисов «VII съезд Украинского ботанического общества» (33 печ. листа).

Большинство отделений и групп УБО уделили внимание повышению уровня фундаментальных исследований, разработке теоретических основ охраны растений, широкой пропаганде ботанических знаний среди трудящихся республики, особенно среди молодежи. Члены УБО прочитали и провели свыше 5 тыс. лекций и экскурсий, опубликовали 813 научно-популярных статей, заметок в местных газетах, брошюр, буклетов, листовок, плакатов, осуществили более 100 выступлений по радио и телевидению. В большинстве городов УССР члены УБО представляют консультативную и практическую помощь школам, предприятиям по различным вопросам ботанических знаний, проводят широкую воспитательную работу.

В. Д. Савицкий.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев.

Получено 23 II 1983.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

Академия наук СССР объявляет в 1984 г. конкурсы на соискание золотых медалей и премий имени выдающихся ученых, каждая из которых присуждается один раз в три года в знаменательную дату, связанную с жизнью и деятельностью ученого, именем которого названа медаль или премия. В том числе объявляется конкурс на премию имени В. Л. Комарова — в размере 2000 руб. — за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники. Срок представления работ — 13 июля 1984 г.

В общих положениях о присуждении премий АН СССР отмечается нижеследующее: «Премии присуждаются за отдельные лучшие научные работы, открытия, изобретения, а также за серии научных работ по единой тематике; на соискание премий могут быть представлены работы, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и премий предоставляется академикам и членам-корреспондентам АН СССР и академий наук союзных республик; научным учреждениям, высшим учебным заведениям; научным и инженерно-техническим обществам; научно-техническим советам государственных комитетов, министерств, ведомств; техническим советам промышленных предприятий; конструкторским бюро; научным советам АН СССР и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

При выдвижении кандидата на соискание золотой медали или премии необходимо не позднее чем за три месяца до даты присуждения представить в АН СССР (117901, ГСП, Москва, В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание золотой медали (премии) имени. . .»:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3-х экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии СССР, а также именных премий академий наук союзных республик и отраслевых академий, на соискание золотых медалей и премий имени выдающихся ученых не принимаются.

Председатель экспертной комиссии
по премиям имени В. Л. Комарова
академик *Е. М. Лавренко*

Ученый секретарь *З. В. Карамышева*

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректор *О. И. Буркова*

Сдано в набор 10.10.83. Подписано к печати 5.01.84. М-30503. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 13.04. Уч.-изд. л. 15.30. Тираж 2314. Тип. зак. 849.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

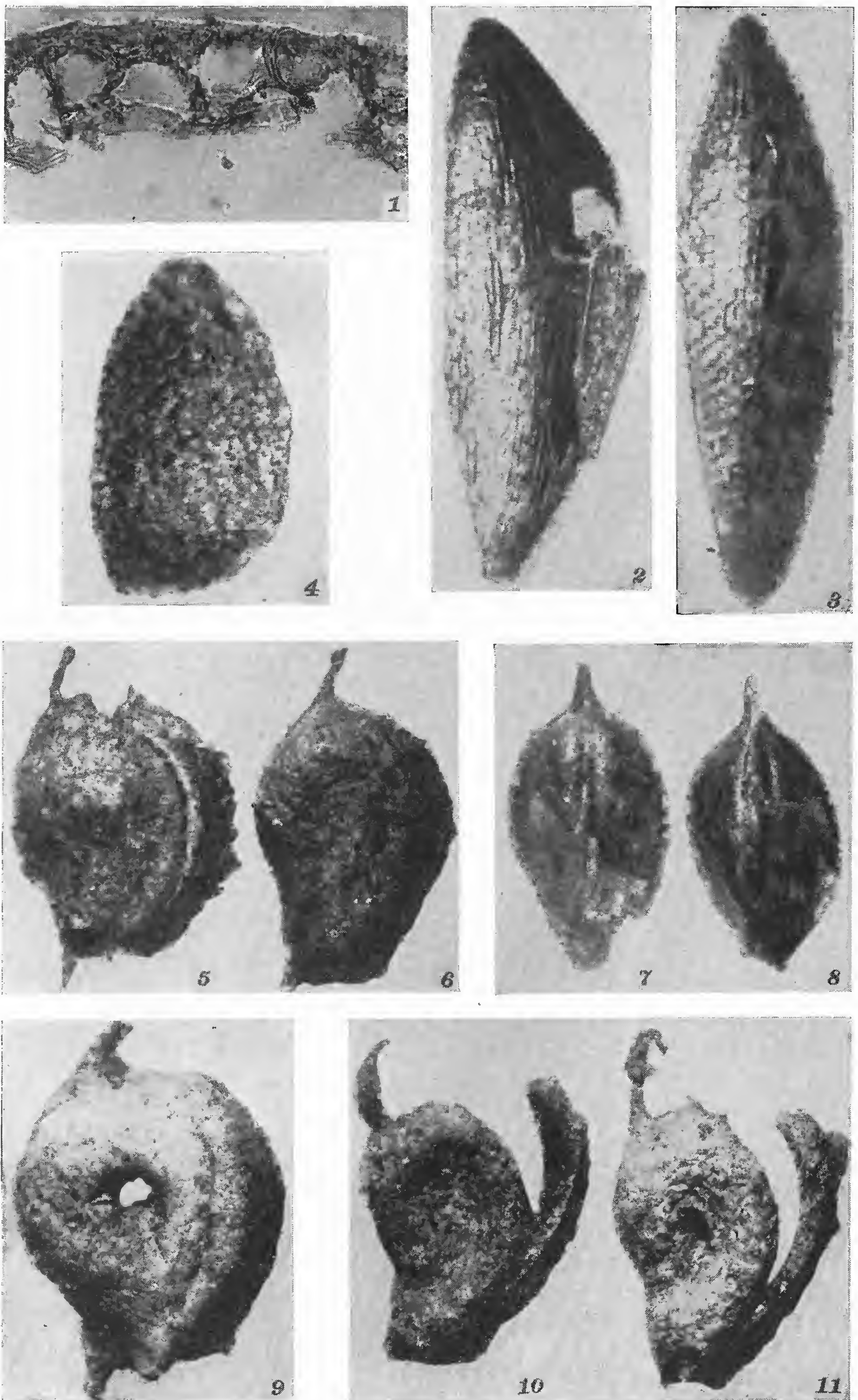


Рис. 1.

1—2 — *Caulinia tenuissima* (*1* — поперечный срез кожуры, ×144; *2* — семя, ×25); *3* — *C. flexilis*, семя, ×20; *4* — *Tilia tomentosa*, створка плода, ×10; *5—6* — *Potamogeton obtusifolius*, плоды, ×14; *7—8* — *Scirpus* cf. *torreyi*, плоды, ×14; *9* — *Potamogeton praemaackianus*, плод, ×14; *10—11* — *P. natans*, плоды, ×14.

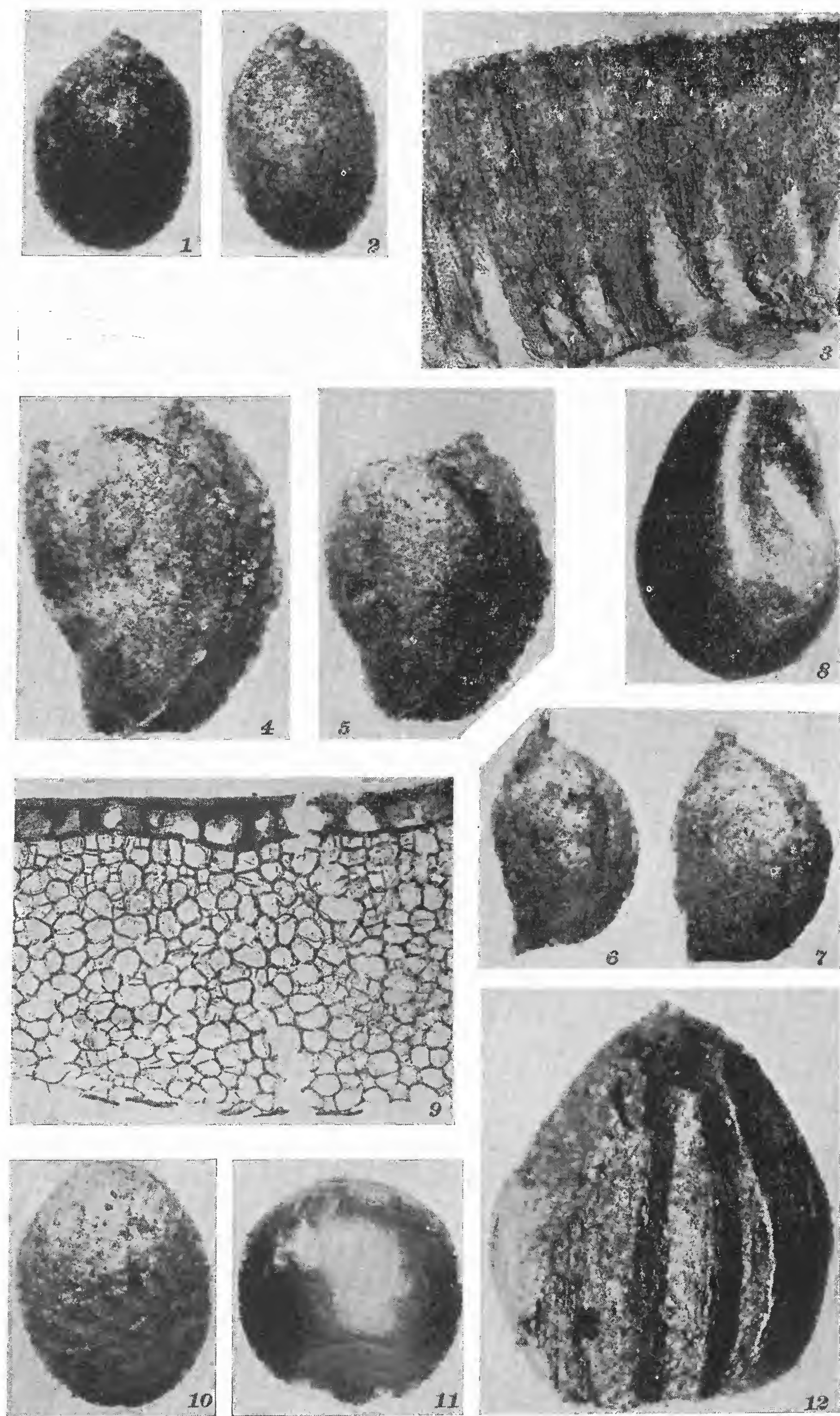


Рис. 2.

1—3 — *Brasenia holsatica* (*1—2* — семена, ×14; *3* — поперечный срез кожуры, ×44); *4—5* — *Potamogeton praelongus*, плоды, ×14; *6—7* — *P. rutilus*, плоды, ×14; *8* — *Nuphar lutea*, плод, ×14; *9—10* — *Menyanthes trifoliata* (*9* — поперечный срез кожуры, ×144; *10* — семя, ×14); *11* — *Corylus* sp., плод, ×2,5; *12* — *Carpinus betulus*, плод, ×14.

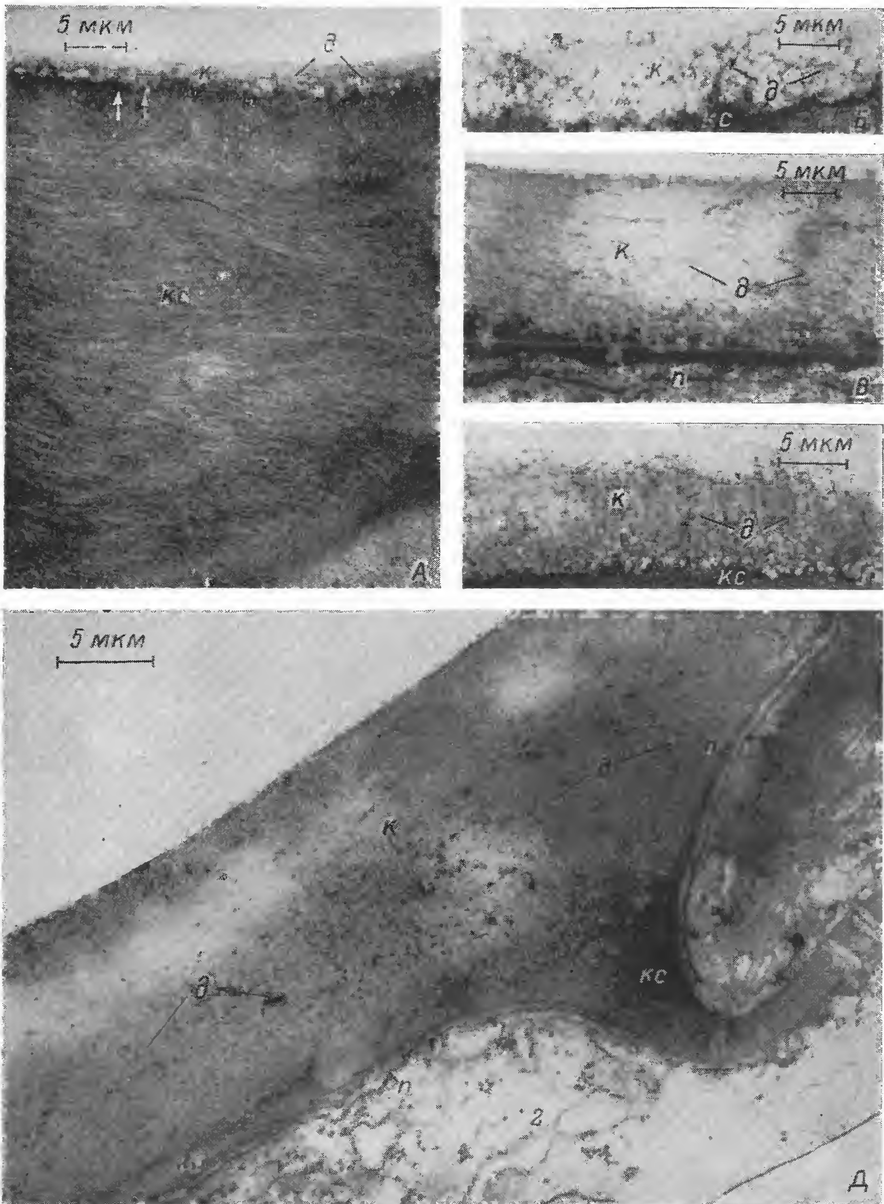


Рис. 3. Фрагменты наружных стенок клеток волоска и основных эпидермальных клеток листа *Pitcairnia andreana*.

А — периферические клетки щитка, верхняя сторона; *Б* — центральная клетка щитка, верхняя сторона; *В* — верхняя клетка ножки; *Г* — основная эпидермальная клетка; *Д* — средняя (*1*) и базальная (*2*) клетки ножки. *д* — дендриты, *к* — кутикула, *кс* — клеточная стенка, *п* — плазмалемма. *Стрелками* показана прослойка электронноплотного вещества под кутикулой.

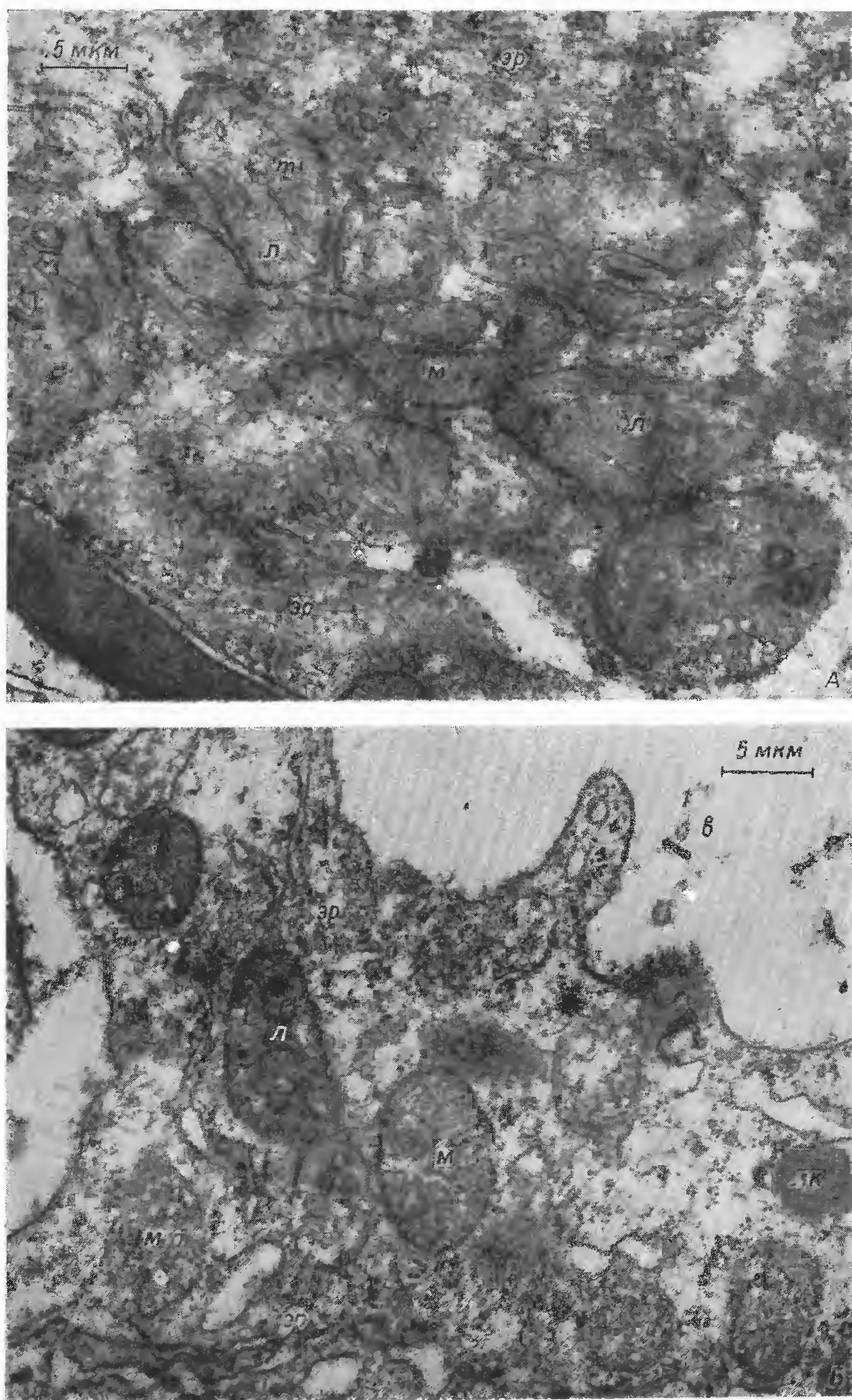


Рис. 4. Фрагменты клеток ножки волоска *Pitcairnia andreana*.

А — средняя клетка ножки; *Б* — базальная клетка ножки. *в* — вакуоль, *л* — лейкопласт, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *мт* — микротело, *т* — трубочка в пластиде, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

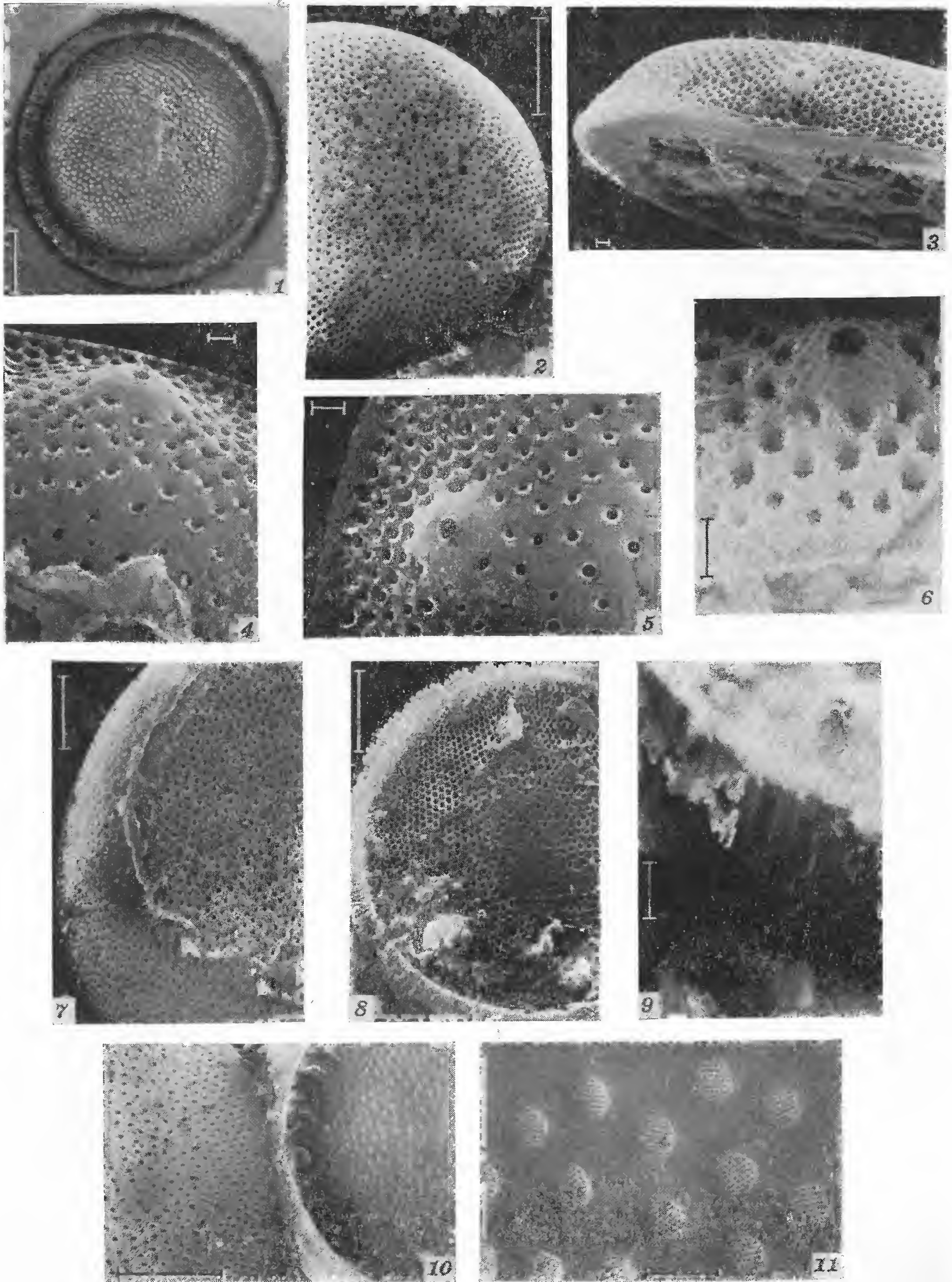


Рис. 1. *Thalassiosira oliveriana* (*1* — СМ; *2—11* — СЭМ).

1, *2* — створки; *3* — загиб створки; *4—6* — двугубый вырост с наружной поверхности створки; *7* — часть створки и ее структура с наружной поверхности: на загибе — кольцо наружных отверстий подпертых выростов; на середине радиуса — отверстие створкового подпертого выроста; *8* — структура створки с внутренней поверхности; *9* — слом края створки через ареолы, имеющие цилиндрические камеры; *10* — часть створок с наружной и внутренней поверхностей; *11* — крибрум. (Масштабные линейки: *1*, *2*, *7*, *8*, *10*=10 мкм; *3—6*, *9*, *11*=1 мкм).

К с. 89

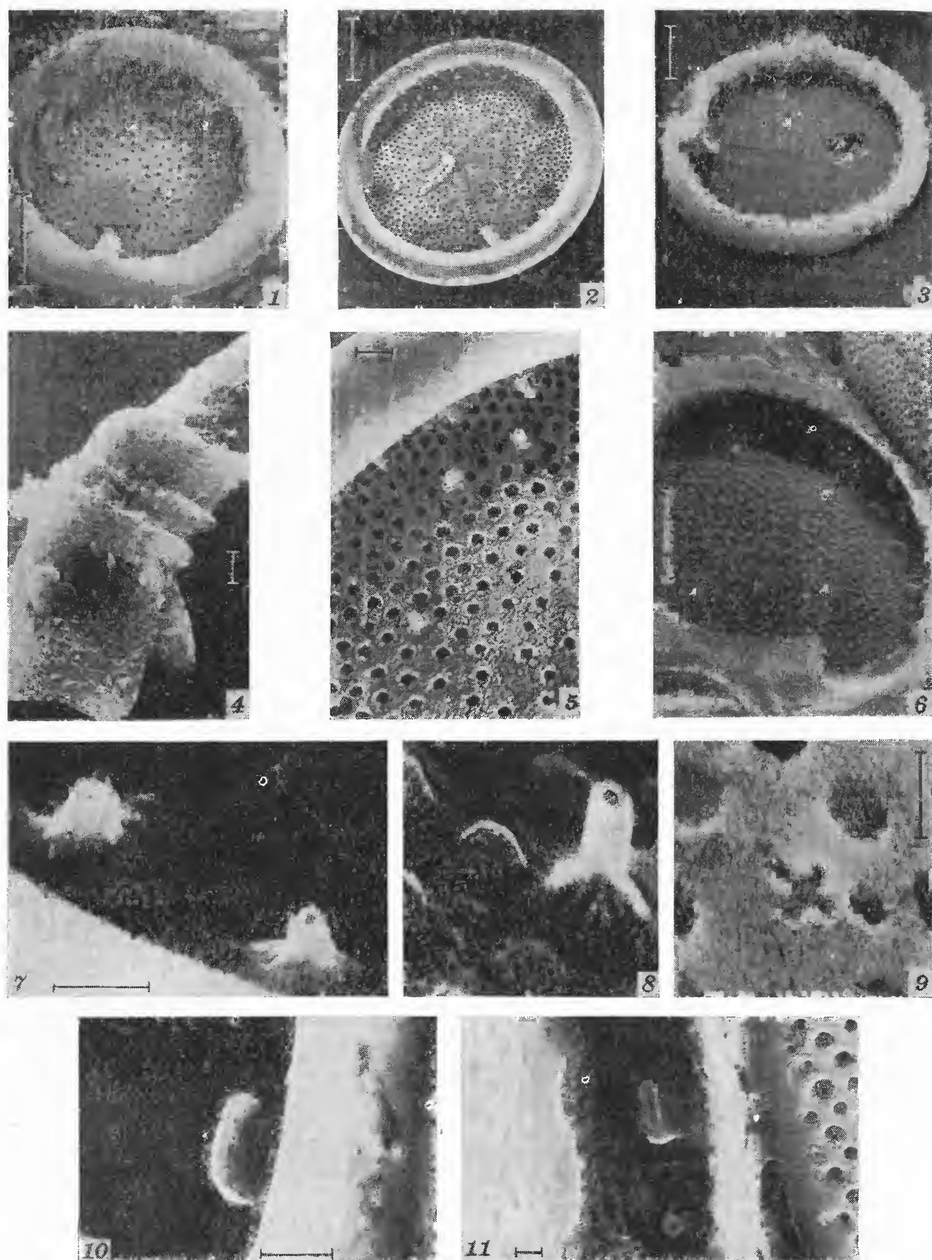


Рис. 2. *Thalassiosira oliveriana* (внутренняя поверхность створки) (СЭМ).

1, *2* — структура створок; *3* — септа; *4* — часть септы; *5* — расположение краевых подпертых выростов; *6* — расположение створочных подпертых выростов; *7* — два краевых подпертых выроста; *8* — створочный подпертый вырост; *9* — проход от сломанного подпертого выроста; *10*, *11* — двугубый вырост. (Масштабные линейки: *1—3*, *6*=10 мкм; *4*, *5*, *7—11*=1 мкм).

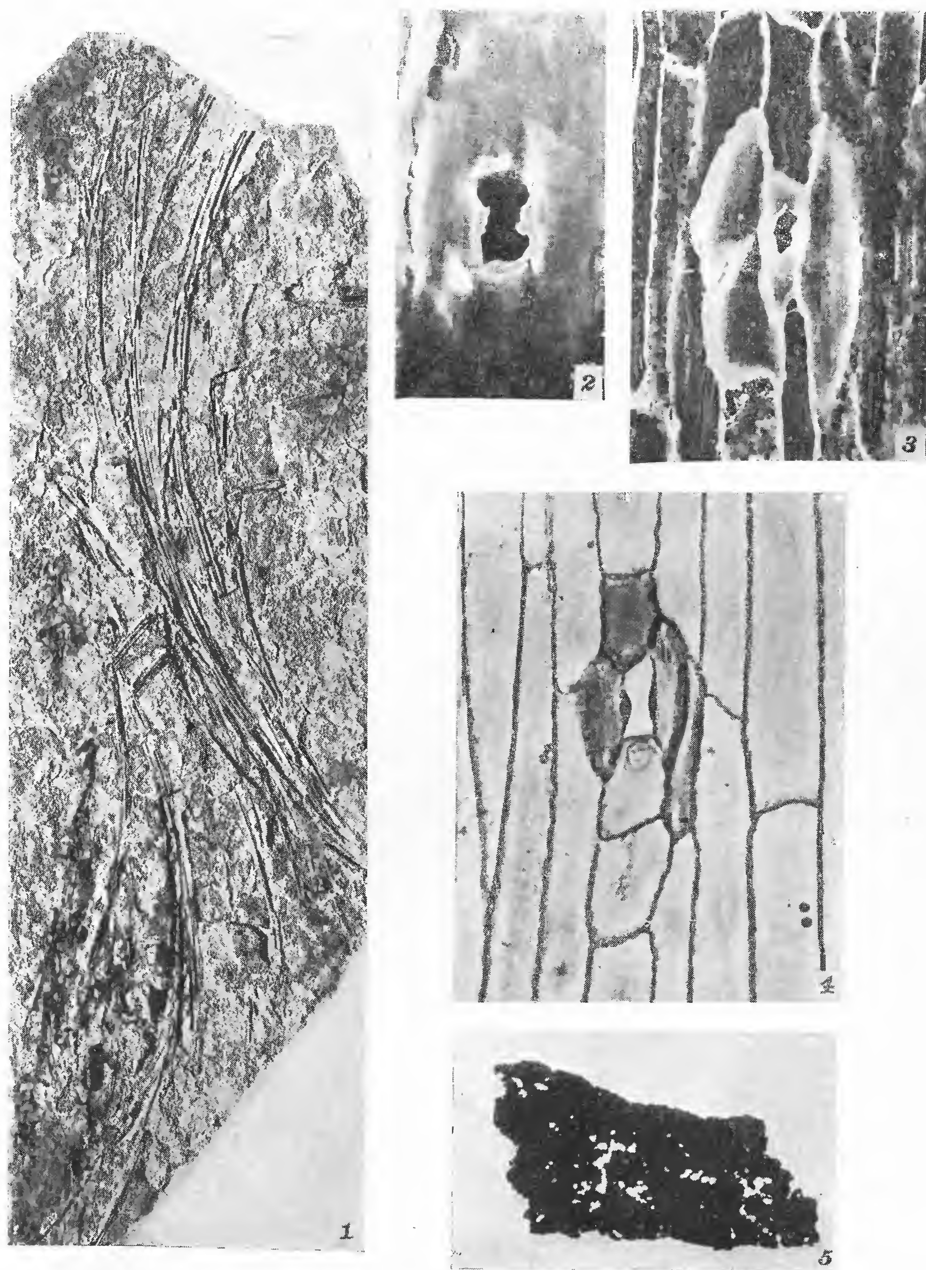


Рис. 1. *Czekanowskia vachrameevii.*

1 — отпечатки и фитолеймы двух неполных пучков листьев, правый пучок — голотип, нат. вел., р. Витим, нижний мел, зазинская свита, ВНИГРИ, колл. 815, обр. 32; *2, 3* — устьице, снятое на электронном сканирующем микроскопе JSM-35С, ×500; *2* — вид снаружи, *3* — вид изнутри; *4* — устьице, ×450; *5* — поперечный срез сегмента листа, ×120; *2—5* — с голотипа.

К с. 99

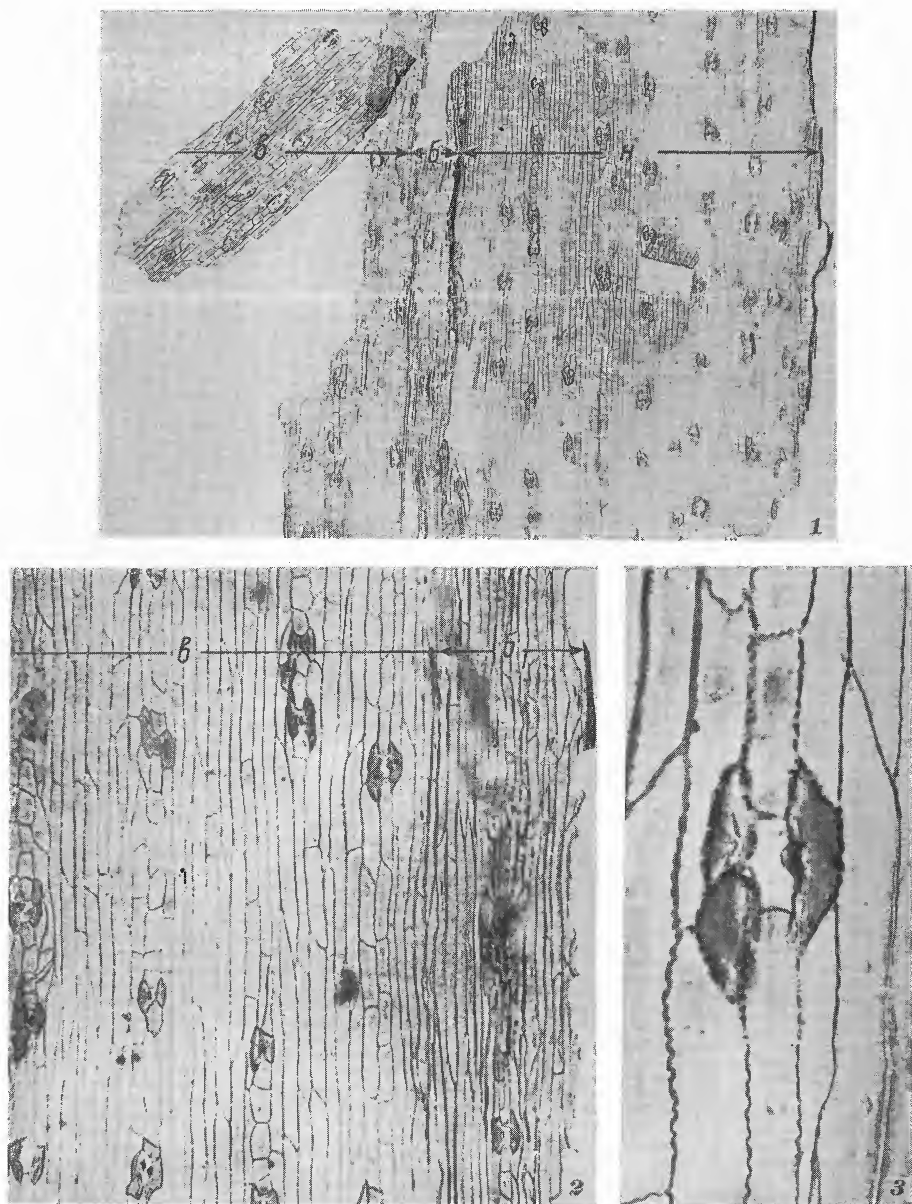


Рис. 2. *Czekanowskia vachrameevii.*

1 — неполная развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая нижней (*н*), боковой (*б*) и части верхней (*в*) его поверхностям, ×50; *2* — развернутая кутикулярная пленка сегмента листа, соответствующая части верхней (*в*) и боковой (*б*) его поверхностям, ×110; *3* — устьице, ×450, р. Витим, нижний мел, зазинская свита, колл. 815, обр. 32; *1—3* — с голотипа.

1 р. 90 к.

Индекс 70056